Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin und der Biologischen Anstalt auf Helgoland.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

Von

Hildegard Dammann

aus Berlin.

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Juni 1930.
Tag der Promotion: 9. Dezember 1930.

1930

Druck von Ad. Littmann, Oldenburg i. O.

R.UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin und der Biologischen Anstalt auf Helgoland.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

Von

Hildegard Dammann

aus Berlin.

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Juni 1930.
Tag der Promotion: 9. Dezember 1930.

1930

Druck von Ad. Littmann, Oldenburg i. O.

Referenten: Prof. Dr. Kniep
Prof. Dr. Diels

Inhaltsangabe.

Seite

A. Einleitung 3

B. Methodisches 3

1. Kulturmethoden 3
2. Isolierungsmethoden 4
3. Mikroskopische Technik 5

C. Spezieller Teil 7

a) *Pylaiella litoralis* (L.) Kjellm. 7

1. Überblick über die Ergebnisse von M. Knight 7
2. Vorkommen in Helgoland 7
3. Kulturversuche 8
4. Zytologische Untersuchung der Helgoländer *Pylaiella* 9

b) *Leathesia difformis* (L.) Aresch. 11

c) *Scytosiphon Lomentaria* (Lyngb.) Ag. 12

d) *Tilopteridales* 13

I. Bisherige Untersuchungsergebnisse 13

II. *Tilopteris Mertensii* (Smith.) Kütz. 14

1. Vorkommen 14
2. Kulturergebnisse 14
3. Die plurilokulären Behälter 15
4. Besprechung der Untersuchungsergebnisse 17

III. *Haplospora globosa* Kjellm. 19

1. Vorkommen 19
2. Keimung der Monosporen und Kulturversuche 20
3. Zytologie der Keimlinge 20
4. Zytologie der Monosporangien 21
5. Versuch einer Deutung der zytologischen Befunde 23

IV. Hypothetischer Entwicklungsgang der Tilopterideen 25

e) *Halarachnion ligulatum* Kütz. 26

f) *Ceramium Deslongchampii* Chauv. 27

D. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 32

Literaturverzeichnis 34

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547615_0079

A. Einleitung.

Trotzdem zahlreiche Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte vieler Meeresalgen vorliegen, sind unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete noch sehr lückenhaft. Beobachtungen in der Natur führen nicht immer zu einem Ergebnis. Erinnert sei hier nur an die *Laminariales,* bei denen es erst Sauvageau 1915 gelang, durch Kulturversuche den Gametophyten zu entdecken. In der Natur hat man bis heute die Geschlechtspflanzen noch nicht gefunden. Ähnlich verhält es sich vielleicht bei anderen Phaeophyceen. Unter den Rhodophyceen gibt es viele Formen, von denen nur Tetrasporenpflanzen (z. B. *Rhodochorton)* oder nur Geschlechtspflanzen (z. B. *Halarachnion ligulatum)* bekannt sind. Durch sorgfältige Beobachtungen im Freien wird meist kein Resultat erzielt. Es ist deshalb unbedingt erforderlich, an Hand von Reinkulturen den Entwicklungsgang solcher Formen zu verfolgen. Als wichtige Ergänzung sollte die zytologische Untersuchung hinzutreten. Aber leider bereiten manche Algen so große Schwierigkeiten, daß häufig darauf verzichtet werden muß. Umgekehrt konnten andere Formen nicht kultiviert werden und wurden nur zytologisch verarbeitet.

Besonders groß sind die Lücken bei den *Tilopteridales. Tilopteris* sowie *Haplospora* sind bei Helgoland seltene Formen. Während die Geschlechtspflanze der *Haplospora (Scaphospora)* dort überhaupt nicht vorkommt, sind die Geschlechtsorgane bei *Tilopteris* nur selten. So bleibt vieles dem Zufall überlassen.

Zur Orientierung gebe ich eine Übersicht über die hier behandelten Formen:

Phaeophyceen.

Ectocarpales:
1. *Pylaiella litoralis* (L.) Kjellm.
2. *Leathesia difformis* Aresch.
3. *Scytosiphon Lomentaria* (Lyngb.) Ag.

Tilopteridales:
4. *Tilopteris Mertensii* (Smith) Kütz.
5. *Haplospora globosa* Kjellm.

Rhodophyceen.

Cryptonemiales:
6. *Halarachnion ligulatum* (Woodw.) Kütz.

Ceramiales:
7. *Ceramium Deslongchampii* Chauv.

B. Methodisches.

Bevor ich das eigentliche Thema behandele, soll auf die Arbeitsmethoden — Kultur- und Isolierungsmethoden, mikroskopische Technik — etwas näher eingegangen werden.

1. Kulturmethoden.

Über die Kultur von Meeresalgen liegen verschiedene ältere Arbeiten vor [Noll (1892) und Oltmanns (1895)], doch handelt es sich darin meist um Rohkulturen in Aquarien, die bei entwicklungsgeschichtlichen und Sexualitätsstudien keine einwandfreie Lösung liefern können. Weitere Angaben über Kultur höherer Meeresalgen finden sich bei Nienburg (1908), Drew (1910), Killian (1911), Kylin (1917), Schiller (1928).

Schreiber (1928) machte als erster systematische Kulturversuche mit Meeresalgen. Ihm gelang es, Diatomeen in Reinkultur zu nehmen, *Carteria* sogar in absolute Reinkultur. Auf Grund einer sehr exakten physiologisch-chemischen Methode konnte Schreiber den Minimumstoff im Meerwasser festlegen und kommt danach zu folgender Seewassernährlösung, die ich bei meinen Kulturversuchen anwandte:

$NaNO_3$	0,1	g
Na_2HPO_4	0,02	g
aqua redest.	50	g
steril. Seew. . . .	1000	g

Jetzt benutze ich fast ausschließlich eine Nährlösung nach Schreiber, in der nach Angabe von Herrn Dr. Föyn anstatt der 50 ccm aqua redest. 50 ccm einer Abkochung von gewöhnlicher Gartenerde genommen werden (für 1 l Wasser ca. 500 g trockene Erde). Besonders große Unterschiede zeigten sich bei Pylaiella. Die durchschnittliche Länge der Pflanzen in gewöhnlicher Nährlösung nach Schreiber war 4—5 mm, in Nährlösung nach Schreiber + Erdabkochung ungefähr 40 mm.

Das Seewasser wurde aus Helgoland durch die Biologische Anstalt bezogen. Entweder wurde die Nährlösung nach den Angaben von Schreiber mittels des Serumfilters (Seitz, Kreuznach) entkeimt, das zuvor mit gewaschenem Paraffin überzogen wurde, um so eine direkte Berührung des Seewassers mit dem Metall zu vermeiden, oder im Dampftopf sterilisiert. Im zweiten Falle wurden in 50 ccm aqua redest. die angegebene Menge $NaNO_3$ und Na_2HPO_4 gelöst und für sich sterilisiert, 1 Liter Seewasser ebenfalls sterilisiert, und zwar in den heißen Dampftopf gestellt, ¾—1 Std. gekocht, dann sofort herausgenommen, da bei zu langem Erwärmen es im Seewasser leicht Fällungen gibt. Erst nach dem Erkalten wird die Lösung der Nährsalze ins sterile Seewasser geschüttet. Nach etwa 8 Tagen hat die Nährlösung wieder den normalen pH-Wert erreicht, was man durch Schütteln noch beschleunigen kann, und sie ist dann gebrauchsfertig.

Als Kulturgefäße dienten in der Regel kleine Esmarch schalen von ca. 2 cm Höhe. Die Keimung kann so direkt unter dem Mikroskop in der Nährlösung beobachtet werden. In einigen Fällen wurden die Algen auch in Präparatengläsern mit Korkverschluß kultiviert.

Der Kulturraum war ein nach der Nordseite gelegenes Zimmer. Das Arbeiten mit Chemikalien wie Xylol, Formalin u. a. wurde streng vermieden. Künstliche Beleuchtung kam nicht zur Anwendung, auch nicht im Winter. Je nach dem Lichtbedürfnis wurden die Algen dicht ans Fenster oder weiter entfernt aufgestellt. *Pylaiella, Leathesia, Scytosiphon* und *Ceramium Deslongchampii*, die in der Natur häufig starker Besonnung ausgesetzt sind, brauchen mehr Licht zu normaler Entwicklung als *Tilopteris* und *Haplospora*, die in einer Tiefe von 4—5 m wachsen, und *Halarachnion*, das sogar in 4—10 m Tiefe zu finden ist.

An dieser Stelle möchte ich mit einigen Worten auf den Begriff „Kultur" eingehen. Was sollen wir heute unter Algenkultur verstehen? Ist es berechtigt, von Kultur zu reden, wenn es uns gelingt, Keimlinge oder fast ausgewachsene Algen aus der Natur im Aquarium kürzere oder längere Zeit am Leben zu erhalten, vielleicht auch noch bis zur Fruktifikation zu bringen? Meiner Ansicht nach muß der Begriff in bezug auf die Algen enger gefaßt werden. Kultur beginnt erst bei der Speziesreinkultur, ausgegangen von einer oder mehreren Sporen, Brutkörpern oder einem kleinen Thallusstück, also unter Ausschluß anderer Organismen abgesehen von unschädlichen Bakterien, und schließt streng genommen zugleich den Begriff der Dauer in sich. Die Alge, die wir wirklich in „Kultur" haben, muß sich also unbegrenzt weiter fortpflanzen können, entweder rein vegetativ durch kleine Thallusstücke, durch Sporen oder auf geschlechtlichem Wege. Erst bei solcher Dauer-Reinkultur kann man von „Kultur" sprechen.

Vorbedingung für eine solche Kultur ist eine sorgfältige Isolierung der Schwärmer bzw. Sporen oder Keimlinge. Deshalb werde ich zunächst auf die Isolierungsmethoden etwas näher eingehen.

2. Isolierungsmethoden.

a) *Pylaiella litoralis.*

Ich nahm Schwärmer aus unilokulären Sporangien in Kultur. Die Pflanzen wurden bei Niedrigwasser eingesammelt, trocken transportiert und erst im Laboratorium in Wasser gebracht. Kleinere Thallusstückchen mit reifen unilokulären Sporangien ohne Diatomeenbewuchs wurden abgetrennt, mehrmals in keimfreiem Seewasser gewaschen und auf einen sterilen Objektträger in einen Tropfen sterilen Seewassers gebracht. Der Austritt der Schwärmer konnte so mikroskopisch beobachtet werden. Mit einer feinen Kapillare wurden die Schwärmer abgefangen und in Präparatengläser, die höchstens bis zu einem Drittel mit sterilem Seewasser gefüllt waren, gebracht. Die Gläser wurden verkorkt und so nach Berlin transportiert. In 2—3 Wochen waren die Keimlinge mikroskopisch gut zu erkennen, konnten einzeln herausgenommen und in Esmarch schälchen bzw. Präparatengläser in Nährlösung gesetzt werden.

Die Schwärmer phototaktisch durch Kapillarmethode zu reinigen, gelang nicht, da sie sich in der Kapillare zu schnell festsetzten.

b) *Leathesia difformis.*

Im Juli 1927 wurden Kulturen von Schwärmern aus unilokulären Sporangien angesetzt. Da der Austritt ganz unerwartet und sehr zeitig am Morgen erfolgt war, konnten erst die zur Ruhe gekommenen Schwärmer, die meist zu kleinen Klumpen vereinigt auf der Oberfläche des Wassers schwammen, isoliert werden. Es gelang auf

diese Weise nicht, sie vollkommen diatomeenfrei zu übertragen. Die Keimlinge entwickelten sich trotzdem gut, waren aber leider im September schon von Diatomeen überwuchert. Dem Zufall ist es zu verdanken, daß von diesen verschmutzten Keimlingen noch Reinkulturen gewonnen wurden. Da ich *Leathesia* ganz aufgegeben hatte, wurde die Kulturflüssigkeit nicht mehr erneuert, und so erhöhte sich in den Esmarchschalen allmählich durch Verdunstung der Salzgehalt zum Teil so stark, daß die Salze begannen auszukristallisieren. Während *Leathesia* noch lebensfähig war, starben die empfindlicheren Diatomeen vollkommen ab. Die Keimpflanzen wurden in sterilem Seewasser gründlich gewaschen und in frische Nährlösung umgesetzt und entwickelten sich gut weiter.

c) *Scytosiphon Lomentaria.*

Thallusstücke mit reifen plurilokulären Behältern kamen nach gründlichem Waschen in steriles Seewasser. Am anderen Morgen traten die Schwärmer meist massenhaft aus. Sie mußten durch die Tropfenmethode isoliert werden.

d) *Tilopteris Mertensii.*

Tilopteris läßt sich leicht kultivieren, nur sehr selten ist eine Monospore nicht keimfähig. Die möglichst kleinen Thallusstückchen mit reifen Monosporen wurden nach dem Waschen mikroskopisch untersucht und nur solche zum Ansetzen der Kulturen verwendet, die ganz einwandfrei ohne Diatomeen und Epiphyten waren. Diese Thallusstückchen legte ich über sterilen Deckgläschen in sterilem Seewasser aus. Manchmal schon nach kurzer Zeit, spätestens aber am nächsten Morgen, waren die ersten Monosporen ausgetreten. Das Deckgläschen mit den Keimlingen wurde, wie alle anderen in Helgoland angesetzten Kulturen, in einem Präparatenglas, das vorher sorgfältig sterilisiert war, nach Berlin gebracht. Mit einer fein ausgezogenen Glasnadel nahm ich die Keimlinge einzeln vom Deckglas, untersuchte sie nochmals genau auf Diatomeen und brachte sie in Esmarchschalen mit Nährlösung. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln traten in einzelnen Kulturen, die monatelang vollkommen frei von Diatomeen waren, plötzlich einige auf.

e) *Haplospora globosa.*

Es ist bisher noch niemand gelungen, *Haplospora* in Kultur zu nehmen. Auch meine Versuche waren ohne Erfolg. Die Isolierungsmethode war dieselbe wie bei *Tilopteris.* Die Sporen keimten fast ausnahmslos. Trotzdem *Tilopteris* und *Haplospora* am gleichen Standort vorkommen, zeigte sich bei *Haplospora* ein viel stärkeres Bakterienwachstum, wodurch die Keimlinge sehr bald ein anomales Aussehen bekamen.

f) *Halarachnion ligulatum.*

Aus dem flächenförmigen Thallus wurden kleine viereckige Stücke mit reifen Karposporenhaufen herausgeschnitten und ebenso behandelt wie die Thallusstücke der oben genannten Phaeophyceen. Die Befreiung von Diatomeen gestaltete sich hier jedoch viel schwieriger, da kleinere Formen (es handelte sich um eine kleine *Amphora spec.)* auf den größeren Flächen leicht übersehen werden. Es gelang, mit Hilfe der Konzentrationsmethode (vgl. *Leathesia)* die Keimlinge von Diatomeen zu befreien.

g) *Ceramium Deslongchampii.*

Trotz aller Bemühungen gelang es mir nicht, *Ceramium Deslongchampii* zu kultivieren. Die älteren fruktifizierenden Pflanzen waren mit Diatomeen stark besetzt. So erwies es sich als unbedingt erforderlich, die Sporen, die als nackte Protoplasten austreten, mit einer Pipette abzufangen und in einem Tropfen von sterilem Seewasser unter das Mikroskop zu bringen. Die Sporen, besonders die Tetrasporen, sind aber so empfindlich gegen Berührung, daß sie nach dieser Behandlung bald absterben, nur selten keimt eine aus. Es war günstiger, von kleineren Thallusstücken auszugehen. Sobald die ersten Sporen ausgetreten waren, wurde das Thallusstück entfernt. Nach ungefähr 10—14 Tagen konnten die Keimlinge isoliert werden.

Die größte Gefahr für die Kultur von Rotalgen bilden die Bakterien. Die Rhodophyceenmembran scheint für gewisse Bakterien ein besonders günstiges Nährsubstrat zu sein. Diese Erfahrung machte ich auch bei Kulturversuchen mit *Rhodochorton* und *Trailliella.* Die Sporen keimten normal, wurden aber früher oder später durch Bakterien abgetötet. Nur durch systematisch angestellte Versuche wird sich ein Mittel finden lassen, auch diese Schwierigkeit zu überwinden.

3. Mikroskopische Technik.

Mit großen Schwierigkeiten verbunden war die Fixierung und Färbung des Materials. Die gebräuchlichsten Fixierungsflüssigkeiten: Flemming, schw. Gemisch, Chromessigsäure (Flemmings Formel), Chromessigsäure nach Pfeiffer, versagten. Abgesehen davon, daß Chromessigsäuregemische leicht Schrumpfungen verursachten, war eine gute Färbung bei den so fixierten Algen nicht zu erreichen, da die Chromatophoren den Farbstoff bedeutend stärker

speichern als die Kerne, und sich viele andere Partikelchen neben den Chromosomen im Plasma stark färben. Das zeigte sich sowohl bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain als auch mit Hämalaun und anderen Farbstoffen.

Günstiger in dieser Beziehung war das Pfeiffersche Gemisch, es trat aber in den Kernen, besonders bei Mitosen, leicht Verklumpung der Chromosomen und eine geringe Schrumpfung ein.

Bessere Resultate erzielte ich mit Pikrinsäuregemischen. Nach dieser Fixierung wurden die Chromatophoren von *Pylaiella, Tilopteris* und *Haplospora* nur wenig, von *Ceramium Deslongchampii* gar nicht gefärbt. Als Fixierungsflüssigkeit habe ich Bouin, Boveri (ohne Alkohol), in alkoholischer Lösung, mit und ohne Seewasser angesetzt, angewandt. Die unvergleichlich besten Resultate ergab die alkoholische Lösung nach Boveri mit Seewasser, doch nicht in der üblichen Zusammensetzung, sondern in folgender Weise modifiziert:

96% Alkohol, gesättigt mit Pikrinsäure	50 T.
Seewasser	50 T.
Eisessig	3 T.

Da sich ein Niederschlag bildet, wird die Lösung am nächsten Tage filtriert. Bald darauf entsteht von neuem ein Niederschlag. Dieser wird nicht abfiltriert. Zum Gebrauch wird die darüber stehende Flüssigkeit vorsichtig abgegossen. Die Fixierungszeit betrug 2—10 Minuten. Ausgewaschen wurde in 60—70% Alkohol.

Noch einen wichtigen Vorteil hat diese Fixierung gegenüber der Behandlung mit Chromsäuregemischen. Reste von Pikrinsäure lassen sich auch nach längerer Zeit noch gut beseitigen, während Chromsäure aus Material, das bereits in Alkohol übergeführt ist, nicht mehr zu entfernen ist; man erhält dann oft keine oder nur sehr schlechte Färbung der Kerne.

Um die fädigen Algen genau orientiert einbetten zu können, wurde eine von Oltmanns (1895, S. 389) angegebene Methode angewandt. Ein Algenbüschel, das bis zum 70% Alkohol durchgeführt ist, wird mit einer Pinzette gefaßt, auf einen schmalen Streifen Fließpapier, der vorher mit 80% Alkohol getränkt worden ist, gelegt und mehrfach geknickt, so daß die Fäden parallel nebeneinander liegen. Dies Bündel wird mit dem Fließpapier umwickelt und so weiterbehandelt. Im 96% Alkohol sind die Algen genügend gehärtet und werden ohne Papier weitergeführt bis ins Paraffin.

Das Material wurde eingebettet in Paraffin von 56—58°, und zwar über Zedernöl nach der Methode von Ruhland (1901, S. 188). Xylol und Chloroform als Intermedien waren besonders aus den entleerten Tetrasporangien von *Ceramium* schwer zu vertreiben, so daß eine vollkommene Durchtränkung mit Paraffin nicht möglich war. Durch langes Stehen im Paraffinofen wurden die Objekte sehr brüchig.

Gefärbt wurde nur mit Hämalaun nach der Vorschrift von P. Mayer (Z. f. wiss. Mikr. XX, S. 410):

Hämatoxylin	1 g
Alaun	50 g
Na-jodat	0,2 g

Eine möglichst frische Lösung gibt nach meinen Erfahrungen im Gegensatz zu den sonstigen Angaben die besten Resultate. Die Färbungsdauer beträgt im allgemeinen 30—40 Minuten. Die überflüssige Farbe wird mit destilliertem Wasser ausgewaschen und das Präparat in 2,5—3% Eisenalaunlösung differenziert. Danach wird abermals in destilliertem Wasser gespült, durch die Alkoholstufen (50% — 70% — 96% — absol. Alkohol) und Xylol in Kanadabalsam übergeführt.

Bei Schnittpräparaten ist oft der Zusammenhang der Zellen schwer zu rekonstruieren; die Kerne sind häufig angeschnitten, Chromosomen durchschnitten, wodurch eine genaue Zählung der Chromosomen erschwert wird. Durch Färbung und Einbettung in toto werden diese Schwierigkeiten überwunden.

So wurden von *Pylaiella* keine Schnittpräparate angefertigt, sondern nur Totalpräparate. Ein ziemlich großes Thallusstück, ausreichend für 3—5 Präparate, wird aus dem 70% Alkohol zurück über Alkohol von 50% in aqua destillata gebracht, 40 Minuten in Hämalaun gefärbt, in destilliertem Wasser abgespült und kommt dann in ein Uhrschälchen in Eisenalaun (3%), wo man es unter mikroskopischer Kontrolle differenziert. Danach wird es gründlich in destilliertem Wasser gespült, durch die Alkoholstufen (30% — 40% — 50 % — 60% — 70% — 80% — 90% — 96% — Alkohol absol.), Alkohol-Xylol-Gemische (2 T. Alkohol und 1 T. Xylol, 1 T. Alkohol und 2 T. Xylol) in Xylol gebracht. Bei der Übertragung aus Xylol in Kanadabalsam ist die Schrumpfungsgefahr am größten. Deshalb muß der gebrauchsfertige Kanadabalsam mit Xylol stark verdünnt werden (mindestens 1 : 5). Ohne die geringste Schrumpfung kann man das Objekt aus Xylol in diesen verdünnten Balsam in ein Schälchen übertragen, das an ein offenes Fenster oder auf den Paraffinofen gestellt wird, um die Verdunstung des Xylols zu beschleunigen. Spätestens am nächsten Tage ist der Balsam so stark eingedickt, daß das Präparat fertig gemacht werden kann.

Keimlinge von *Tilopteris, Haplospora* und *Halarachnion* wurden ebenfalls in toto gefärbt. Die Sporen ließ ich über Deckgläsern ausfallen. Da die Keimlinge sehr fest am Glase hafteten, wurden sie auf dem Deckgläschen fixiert und weiterbehandelt.

Um die Lage der Karpogonäste genau zu erkennen, fertigte ich von *Ceramium Deslongchampii* außer Schnittpräparaten auch Präparate in toto an, z. T. nach derselben Methode wie bei *Pylaiella*. Ferner wurden noch auf folgende Weise Übersichtspräparate hergestellt: das fixierte in Alkohol aufbewahrte Material wurde über Wasser in Karminessigsäure gebracht, unter Erwärmen stark gefärbt, nur flüchtig in Wasser gespült, in Glycerin übergeführt und in Glycerin-Gelatine eingebettet. Durch ziemlich kräftigen Druck auf das Deckglas wurden Quetschpräparate hergestellt.

C. Spezieller Teil.

a) *Pylaiella litoralis* (L.) Kjellm.

1. Überblick über die Ergebnisse von M. Knight.

Bei *Pylaiella* ist es M. Knight (1923) gelungen, den Entwicklungsgang einigermaßen klarzulegen. Die Rasen von *Pylaiella* kommen an der englischen und irischen Küste auf Tangen vor. Die auf *Ascophyllum nodosum* wachsenden haben vorwiegend plurilokuläre Behälter, die auf *Fucus (vesiculosus* und *serratus)* wachsenden, unilokuläre. Pflanzen mit beiderlei Behältern treten namentlich Ende des Sommers auf.

Die zytologische Untersuchung hat folgendes ergeben: Die Haplonten bilden stets nur plurilokuläre Behälter, deren Schwärmer kopulieren oder parthenogenetisch keimen. Aus der Zygote entwickeln sich diploide Pflanzen, die entweder nur unilokuläre, nur plurilokuläre oder beiderlei Behälter besitzen. Die Reduktionsteilung findet im unilokulären Sporangium statt. Die erste Teilung führt zur Reduktion der Chromosomenzahl. Die Schwärmer, die im unilokulären Sporangium entstehen, sind also haploid (Haploidzahl nach Knight 9—10). Aus ihnen entwickeln sich nach Knight's Angabe haploide Geschlechtspflanzen mit nur plurilokulären Behältern (Gametangien), deren Schwärmer kopulieren oder parthenogenetisch keimen, im letzteren Falle also wieder Haplonten mit Gametangien erzeugen. Die plurilokulären Behälter auf Diplonten entlassen diploide Schwärmer, die direkt wieder zu neuen diploiden Pflanzen auskeimen.

Interessant ist die Abhängigkeit der Bildung unilokulärer und plurilokulärer Behälter von der Wirtspflanze. Wie oben schon erwähnt, besitzen die Pflanzen auf *Ascophyllum nodosum* vorwiegend plurilokuläre Behälter. Im Frühjahr kopulieren die Schwärmer aus diesen plurilokulären Behältern, die Pflanzen sind haploid. Die Zygoten entwickeln sich nun auf *Ascophyllum* zu diploiden Pflanzen mit plurilokulären Behältern, in denen keine Reduktionsteilung stattfindet. Es ist daher verständlich, daß im Sommer Kopulation der Schwärmer aus den plurilokulären Behältern nicht beobachtet wurde; denn es handelt sich hier um diploide Schwärmer, die sich in der gleichen Weise wie die Zygoten weiterentwickeln. In seltenen Fällen entstehen auf Ascophyllum aus Zygoten Pflanzen mit unilokulären oder mit beiderlei Behältern. Auf Fucus keimen die Zygoten in der Regel zu Diplonten mit unilokulären Behältern aus, selten zu Pflanzen mit nur plurilokulären oder mit beiderlei Behältern.

Nach neueren Untersuchungen von M. Knight (1929) können auch die Schwärmer aus unilokulären Behältern als Gameten fungieren, doch fehlt noch der zytologische Beweis.

Kniep (1928) weist darauf hin, daß Knight's Deutungen noch gewisse Unsicherheiten anhaften, da nicht an allen Standorten von *Pylaiella Ascophyllum nodosum, Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus* vorkommen. So fehlen z. B. in der Adria diese drei Wirtspflanzen, in Helgoland ist *Ascophyllum* eine Seltenheit. Aus diesem Grunde mußten gerade weitere Untersuchungen an dem Helgoländer Material zu bemerkenswerten Aufschlüssen führen.

2. Vorkommen in Helgoland.

In Helgoland ist *Pylaiella* eine häufige Alge in der Litoralzone. Sie bildet im zerstörten Kriegshafen dichte Überzüge an Balken und Betonblöcken, ebenso an den senkrechten Wänden der Hafenmauern. Auf den Klippen sitzt sie teilweise direkt auf dem Felsgestein. Außerdem ist sie noch epiphytisch auf *Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus* zu finden. An *Ascophyllum*, das fast frei von Epiphyten ist, habe ich *Pylaiella* nie angetroffen. Im Helgoländer Algenherbar dagegen ist eine Pflanze mit nur plurilokulären Behältern, die Kuckuck im Mai 1893 an *Ascophyllum nodosum* gefunden hat.

In folgender Tabelle sind Kuckucks und meine Funde in Helgoland zusammengestellt:

Monate	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
unil. . .		+		+	+ O	+ O	+ O	+ O	+	+ O	O	O
pluril. .					+							
unil. u. pluril.				+	+	O	O	O		+	O	

\+ Angaben nach dem Helgoländer Algenherbar. O Nach eigenen Beobachtungen.

Im Juli und dann noch einmal im August 1929 habe ich *Pylaiella* von verschiedenen Standorten gesammelt und jedesmal 100 Pflanzen mikroskopisch untersucht, doch unter allen war nicht eine, die nur plurilokuläre Behälter besaß. Um zu einwandfreien Resultaten zu kommen, muß *Pylaiella* während eines ganzen Jahres beobachtet werden, besonders auch einmal während der Wintermonate und im ersten Frühjahr.

3. Kulturversuche.

Kulturen setzte ich von Schwärmern aus unilokulären Behältern an. Die Keimung trat spätestens 24 Stunden nach dem Festsetzen der Schwärmer ein und ist schon von M. Knight beschrieben worden. Die Weiterentwicklung geht sehr langsam vor sich, und nur unter günstigen Bedingungen gelingt es, die Pflanzen bis zur Fruktifikation zu bringen. *Pylaiella* ist sehr empfindlich gegen Laboratoriumsluft. Wurden wenigzellige Keimlinge isoliert und in Esmarch schälchen gebracht, so gingen sie nach kurzer Zeit zugrunde. In verkorkten Präparatengläsern dagegen zeigten sie auch noch nach Monaten ein gesundes Aussehen. Nach 4—5 Monaten sind die Keimlinge bedeutend widerstandsfähiger geworden und können in Esmarch schalen weiterkultiviert werden. (Vgl. auch S. 4.)

Am 8. Juni 1928 wurden in Helgoland Schwärmer aus unilokulären Sporangien isoliert. Die daraus hervorgegangene erste Generation (G_1) fruktifizierte am 5. Januar 1929 zum ersten Male, und zwar mit unilokulären Sporangien, was nach dem Schema von M. Knight nur möglich ist, wenn die Schwärmer aus den unilokulären Behältern als Gameten fungieren (Knight 1929). Die Nachkommen dieser Generation (G_2 vom 5. I. 29) trugen wieder unilokuläre Behälter am 9. VII. 29. Das Resultat dieser Kulturversuche legt die Vermutung nahe, daß hier Haplonten mit unilokulären Behältern vorliegen könnten, zumal in Helgoland nie Kopulation beobachtet worden ist. Ich habe zahlreiche Feuchtkammerpräparate mit Material von verschiedenen Standorten angesetzt und durchmustert, aber nie Zygotenbildung gesehen. Auch Kuckuck hat in Helgoland bei *Pylaiella* den Geschlechtsakt nicht feststellen können. Trotzdem kann aus den Kulturergebnissen allein nicht der Schluß gezogen werden, daß wir es hier mit haploiden Pflanzen zu tun haben, denn die Kopulation kann leicht übersehen werden. Nur die zytologische Untersuchung kann den Beweis liefern.

Es standen mir leider nur wenig fruktifizierende Pflanzen zur Verfügung, so daß eine halbstündliche Fixierung (Serienfixierung), die notwendig ist zur Erfassung der verschiedenen Teilungsstadien, nicht in Frage kam. So waren Mitosen nur spärlich vorhanden und nicht immer brauchbar. Aber es gelang mir doch noch, die Richtigkeit meiner Vermutung zu beweisen. Abb. 1 zeigt eine Anaphase in einer Rhizoidzelle. In der einen Platte sind deutlich 10 Chromosomen, in der anderen 11 zu zählen. Das gleiche Stadium konnte von drei verschiedenen Seiten gezeichnet werden, da der Kanadabalsam in der Mitte des Präparates noch nicht erhärtet war und durch leichten Druck auf das Deckglas die abgebrochene Rhizoidenspitze gedreht werden konnte. Auch in den anderen Lagen wurden nicht mehr als 11 Chromosomen gezählt. Wenn auch die Zahl damit nicht einwandfrei festgestellt wurde, so ist doch bewiesen, daß im Gegensatz zu M. Knight nicht nur diploide sondern auch haploide Pflanzen unilokuläre Behälter erzeugen können. In den Sporangialmutterzellen der untersuchten Pflanzen waren keine Mitosen, doch ist anzunehmen, daß in ihnen keine Reduktionsteilung stattfindet.

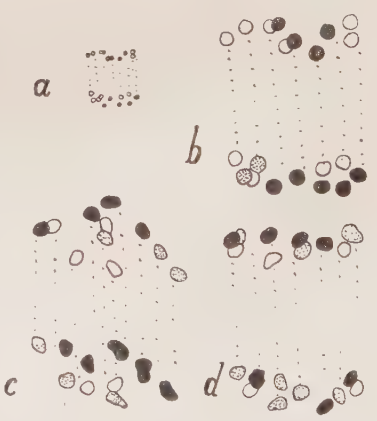


Abb. 1.
Pylaiella litoralis. Anaphase aus einer Rhizoidzelle einer Kulturpflanze von 3 verschiedenen Seiten gesehen. (a. gez. mit Zeiß Zeichenprisma, Im. 1/12 Fl. (num. Ap. 1,3) 100, K. 15mal, b—d vergr.)

Im Sommer 1929 (31. VII.) wurden noch einmal Kulturen von Schwärmern aus unilokulären Behältern angesetzt. Die Keimpflanzen entwickelten sich wieder sehr langsam und fruktifizierten erst am 17. Januar 1930, diesmal wie bei den Versuchen von M. Knight mit plurilokulären Behältern. Kopulation wurde nicht beobachtet. Die gleichen haploiden Pflanzen, die anfangs nur plurilokuläre Behälter gebildet

hatten, wiesen später außer diesen auch unilokuläre Behälter auf, die am 7. Februar die Schwärmer entließen. Zu diesem Zeitpunkt waren nur noch wenige plurilokuläre Behälter vorhanden. So erhielt ich also in Kultur einen Haplonten mit beiderlei Behältern.

4. Zytologische Untersuchung der Helgoländer Pylaiella.

Nach diesen Ausführungen erhebt sich nun die Frage: Wie verhält sich in Helgoland die *Pylaiella* in der Natur? Um dies zu entscheiden, wurde im Juli und im August 1929 das Material in Helgoland fixiert. Die meisten Mitosen erhielt ich an Pflanzen, die zwei Stunden vor der ersten Fixierung, die halbstündlich vorgenommen wurde, verdunkelt wurden. Vormittags bei Niedrigwasser habe ich *Pylaiella* gesammelt und erst im Laboratorium in Wasser gebracht und sofort verdunkelt. Auch am Nachmittag hatte eine Verdunkelung den gleichen Erfolg.

Teilungsstadien in den Sporangialmutterzellen und den jungen Sporangien waren zahlreich, vegetative Mitosen selten. Es wurden Pflanzen mit unilokulären und mit beiderlei Behältern untersucht. Alle erwiesen sich als Diplonten. In der Metaphase der ersten Teilung in den Sporangialmutterzellen liegen 24 Chromosomen. Außerdem spricht für den Diplontencharakter auch das Diakinesestadium, das noch ausführlich besprochen werden wird. Die charakteristischen Stadien der Reduktionsteilung, Spirem und Synapsis, letztere besonders häufig in meinen Präparaten, sind schon von M. Knight klar abgebildet worden. Allerdings fehlen in ihrer Arbeit nähere Angaben über Fixierungsmittel und Färbemethode, was für Vergleiche oft nicht zu entbehren ist. Während Spirem und Synapsis der Helgoländer *Pylaiella* mit den Bildern von Knight übereinstimmen, weichen die folgenden von ihr wiedergegebenen Stadien von den meinigen nicht unerheblich ab. So stellt Fig. 22b ihrer Arbeit einen Kern dar, in dem die Chromosomen in Gruppen beieinanderliegen, manchmal in Form eines Malteserkreuzes. Sie hat 9—10 solcher Gruppen festgestellt und vermutet, daß jede aus 2 Chromosomen gebildet wird, so daß die diploide Zahl der von ihr untersuchten Formen 18—20 wäre. Diese Paare wandern in die Mitte des Kernes, ordnen sich zu einer doppelten Kette an und bilden schließlich die Äquatorialplatte. Nach der Zeichnung von M. Knight (Fig. 31) ist die Kernwand noch erhalten, wenn die Chromosomen schon in einer Ebene liegen. Über den Zeitpunkt der Auflösung ist nichts gesagt.

In meinen Präparaten trat dagegen ein Stadium sehr häufig auf, das M. Knight nicht gefunden hat. Es sieht aus wie eine typische Diakinese (Abb. 2a), die Chromosomen liegen paarweise beieinander, fast alle an der Peripherie der Kernhöhle, die Kernmembran ist meist schon aufgelöst, der Nukleolus nicht mehr vorhanden. Zu erwarten sind 12 Paare, denn 12 ist die sicher festgestellte Haploidzahl der *Pylaiella*, die nach Knight 9—10 beträgt. Es sind aber deutlich 24 Paare vorhanden. Nur eine Deutung ist in diesem Falle möglich: Geminibildung unterbleibt, die 24 Paare stellen univalente Chromosomen dar, die bereits die Spaltung für die homöotype Teilung vollzogen haben. In diesem lockeren Diakinesestadium ist die Spaltung vollkommen, sie wird später aber wieder verwischt. Die Spaltprodukte legen sich dicht aneinander, und in der Metaphase liegen 24 univalente Chromosomen in einer Ebene (Abb. 2b), die manchmal noch schwache Andeutungen der vorausgegangenen Teilung erkennen lassen. Die homologen Chromosomen nähern sich jetzt einander, was aus der zum Teil recht klaren paarweisen Anordnung hervorgeht. Die späteren Anaphasen, die sonst nichts Besonderes bieten, eigneten sich gut zur Feststellung der Chromosomenzahl. Wiederholte Zählungen auch bei den späteren Teilungen im unilokulären Sporangium ergaben als Haploidzahl die Zahl 12.

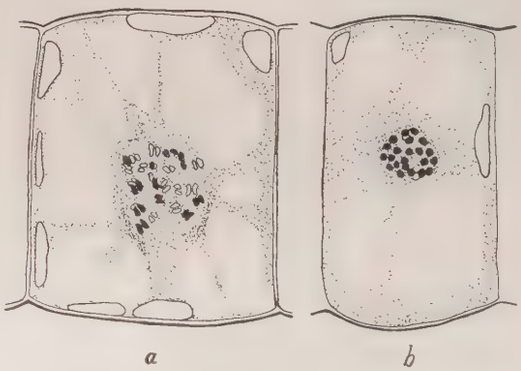


Abb. 2.
Pylaiella. Sporangialmutterzelle (unilok.) a) diakineseartiges Stadium, b) Metaphase der ersten Teilung. Vergr. ca. 2040mal.

Es ist notwendig, an dieser Stelle erst einmal die Befunde zu diskutieren, die von den Knight'schen Ergebnissen so wesentlich abweichen: das Ausbleiben der Geminibildung und die frühzeitige Spaltung für die homöotype Teilung. Was den ersten Punkt anbetrifft, so sind mir bei den Algen derartige Fälle nicht bekannt. Unregelmäßigkeiten bei der Chromosomenbildung wurden vor allen Dingen bei Bastarden beobachtet. Haben die beiden Eltern verschiedene Chromosomenzahlen aufzuweisen, so müssen einige Chromosomen univalent bleiben. Bei Farnbastarden stellten Farmer und Digby (1910) eine wechselnde Zahl von bivalenten und univalenten Chromosomen fest. Die Neigung zur Geminibildung kann auch bei den Geschlechtern verschieden stark ausgebildet sein. Ich erinnere an *Hieraceum pilosella* (Rosenberg 1907). Die Pollenmutterzellen besitzen hier 18 Gemini,

in den Embryosackmutterzellen finden sich dagegen stets auch einige ungepaarte Chromosomen. Bei zoologischen Objekten unterbleibt manchmal jegliche Chromosomenbindung in den heterotypen Prophasen der Bastarde, so z. B. bei Schmetterlingen (Federley 1913, 1915, 1916) und bei Vögeln (Poll 1920). Wenn die Verhältnisse bei *Pylaiella* auch nicht direkt in Parallele zu diesen Beobachtungen zu setzen sind, so zeigen diese doch, daß die Affinität verschieden stark ausgebildet sein kann. Welche Faktoren bei *Pylaiella* für das Ausbleiben der diakinetischen Bindung verantwortlich sind, läßt sich nicht sagen. Es ist auffallend, daß sich die *Pylaiella* der englischen und irischen Küste so anders verhalten soll wie die Helgoländer Form, und daher ist eine Nachuntersuchung der englischen *Pylaiella* wünschenswert. Vielleicht lassen sich dort Übergänge zwischen der typischen und der lockeren Diakinese feststellen.

Mit dem Ausbleiben der Geminibildung tritt zugleich die Spaltung der univalenten Chromosomen für die zweite Teilung auf. Solch eine frühzeitige Längsspaltung war für die Phaeophyceen bisher noch nicht beschrieben. Yamanouchi (1909) betont sogar, daß bei *Fucus* die Längsspaltung immer erst beim zweiten Teilungsschritt erfolgt. Bei Rotalgen ist dagegen eine Längsspaltung während der Diakinese schon festgestellt. Kylin (1914) beobachtete bei *Rhodomela virgata* vereinzelt „Vierergruppen". Ferner beschreibt Tröndle (1911) Vierergruppen für *Spirogyra neglecta* und Karsten (1908) für *Spirogyra jugalis.* Eine besonders starke Neigung zur frühzeitigen Längsspaltung scheinen ungepaarte Chromosomen zu haben. Dies zeigen wieder die Befunde an Bastarden. Die univalent bleibenden Chromosomen vollziehen die Spaltung für die zweite Teilung häufig schon während des ersten Teilungsschrittes [z. B. *Triticum* Bastarde (Kihara 1919), *Hieracium excellens* (Rosenberg 1907) u. a.]. Die Beispiele ließen sich noch vermehren. Sie sollen hier nur zeigen, daß ähnliche Verhältnisse wie bei *Pylaiella* häufig auftreten, es soll aber damit nicht gesagt werden, daß *Pylaiella* ebenfalls ein Bastard ist. Es sind bisher leider nur wenig Phaeophyceen zytologisch untersucht worden. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß bei anderen *Ectocarpales* sich diese Erscheinung wiederholt.

In den plurilokulären Behältern waren Mitosen selten, und Zählungen konnten nicht mit Sicherheit durchgeführt werden. In meinen Präparaten beobachtete ich Spirem und Synapsis in Zellen, die neben einem jungen plurilokulären Behälter lagen, ohne durch eine sterile Zelle getrennt zu sein, die also ebenfalls die Anlage eines plurilokulären Sporangiums sein könnten. Andererseits treten sogar noch vor der Bildung der unilokulären Behälter einige Längsteilungen auf, so daß Zellen mit Synapsis nicht nur in der Längsrichtung der Fäden sondern auch quer nebeneinander liegen. So kann man aus solchen Befunden noch nicht auf die Art des Sporangiums schließen, da nach erfolgter Längsteilung der Zellen oft noch unilokuläre Behälter entstehen. Nur genaue Chromosomenzählung bei späteren Teilungen im Sporangium kann einwandfreie Resultate liefern. So muß die Frage, ob in den plurilokulären Sporangien überhaupt eine Reduktionsteilung eintreten kann, vorläufig offen gelassen werden.

Im Sommer sind die Helgoländer Pylaiellen nach diesen Untersuchungen Diplonten, entweder mit nur unilokulären Behältern oder mit beiderlei Behältern. Bei allen findet im unilokulären Sporangium Reduktionsteilung statt. Kopulation der Schwärmer wurde in keinem Falle beobachtet. In Kultur entstehen aus Schwärmern von unilokulären Behältern Haplonten, wieder mit unilokulären oder mit beiderlei Behältern. (Knight dagegen erhielt aus Schwärmern der unilokulären Behälter stets Pflanzen mit nur plurilokulären Behältern). Es gibt also unilokuläre Sporangien mit und ohne Reduktionsteilung, das hat schon Kniep (1928) vermutet, für die *Ectocarpales* war dies aber noch nicht bewiesen.

Nach diesen Befunden ist es sehr wahrscheinlich, daß ebenso bei anderen Gattungen Pflanzen mit beiderlei Behältern Haplonten sein können, was nach Knight's Auffassung unmöglich ist. So hält Kylin (1918) *Asperococcus bullosus* Lamx. mit uni- und plurilokulären Behältern für eine haploide Pflanze. Seine Ansicht wird also durch die Untersuchungen an *Pylaiella* gestützt.

Was wird nun aber in der Natur aus den haploiden Schwärmern, die in den unilokulären Sporangien entstehen? Ich kann nicht glauben, daß dort die Schwärmer regelmäßig kopulieren, dann hätte man sicher Kopulation auch schon im Laboratorium beobachtet. Es müssen also Haplonten entstehen, die wohl im Winter zur vollen Entwicklung gelangen. Leider fehlen nähere Angaben über die Wintermonate. Anfang Mai 1929 fand ich nur junge, zum größten Teil sterile Pflanzen, und ich glaube mit Recht vermuten zu dürfen, daß diese die Nachkommen der haploiden (?) im Winter fruktifizierenden Generation sind. Durch den Sexualakt, der nach dieser Annahme im Frühling stattfände, müßte die Diplophase wiederhergestellt worden sein. Um diese Lücke auszufüllen, werde ich die Untersuchungen fortsetzen.

b) *Leathesia difformis* (L.) Aresch.

Die blasigen Thalli dieser Corynophlaeacee leben epiphytisch auf anderen Algen, z. B. *Chondrus crispus* und *Corallina officinalis*, oder ihre Polster überziehen direkt das Gestein. Es sind sowohl unilokuläre als auch plurilokuläre Behälter bekannt. Thuret (1850) gibt an, daß die plurilokulären viel häufiger seien als die unilokulären und hat niemals Pflanzen mit beiderlei Organen gefunden. Sauvageau (1925) dagegen sah an der französischen Küste beiderlei Behälter an einer Pflanze. Kuckuck bildet in seiner Monographie (1929) eine *Leathesia* mit uni- und plurilokulären Behältern ab, der Fundort ist nicht angegeben.

Für Helgoland ist *Leathesia difformis* von Wollny (1887) aufgeführt und befindet sich schon im Gaetkeschen Herbar vom Mai 1862. Die Alge kam zu Kuckucks Zeiten reichlich vor, nicht nur auf den Nadhurnklippen sondern auch an der Südwestseite der Insel. 1925 wurde sie an der Westseite noch gefunden, doch ist sie dort jetzt infolge des Baues der Uferschutzmauer verschwunden.

In Helgoland ist *Leathesia* nur mit unilokulären Behältern bekannt. Die Alge, die Kuckuck in seiner Monographie der Phaeosporeen mit beiderlei Behältern abbildet, stammt sicher nicht aus Helgoland, denn das wäre besonders betont; in dem von Kuckuck sehr sorgfältig geführten Helgoländer Algenherbar findet sich kein Exemplar mit plurilokulären Behältern. Meine Beobachtungen erstrecken sich auf drei Sommer (1927—1929). Nie habe ich plurilokuläre Behälter feststellen können.

Leathesia tritt nur im Sommer auf. Sie erscheint im Juni. Ende Juli oder Anfang August erreicht sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung und verschwindet dann meist plötzlich. Bei günstigem Wetter findet man alte morsche Exemplare manchmal noch Ende September, ja sogar bis in den Oktober hinein (Kuckuck 1929). In welcher Form die Alge Winter und Frühjahr überdauert, ist noch rätselhaft. Kulturversuche mit der Helgoländer *Leathesia*, die vielleicht Aufschluß über diese Frage geben könnten, lagen noch nicht vor.

Im Juli 1927, als *Leathesia* reichlich unilokuläre Sporangien trug und der Schwärmeraustritt gut war, setzte ich deshalb Kulturen an. (Vgl. oben S. 4). Alle Sporen waren bereits am nächsten Morgen gekeimt. Abb. 3 zeigt zwei Keimlinge auf verschiedener Entwicklungsstufe, die Photographie (Tafelabb. 1) eine Pflanze acht Tage vor der Fruktifikation. Der ein Monat alte Keimling, aufgewachsen in sterilem Meerwasser unter ungünstigen Bedingungen, ist noch sehr in der Entwicklung zurück (Abb. 3b) gegenüber dem anderen (Abb. 3a) erst 11 Tage alten Keimlinge, der in Nährlösung herangezogen wurde. Haarbildung war häufig zu beobachten.

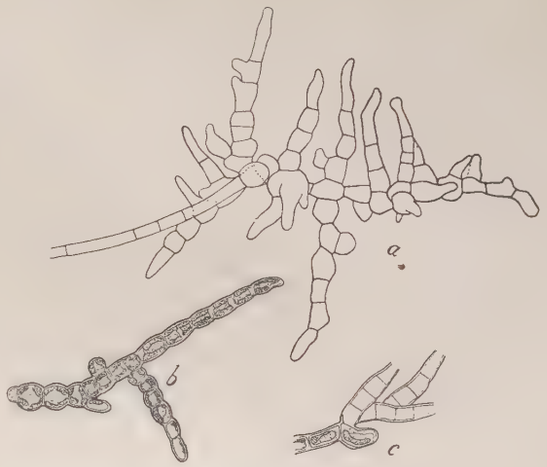


Abb. 3.
Leathesia diff. a) 11 Tage alter Keimling in Nährlösung, b) 1 Monat alter Keimling in steril. Seewasser, c) entleerte plurilok. Sporangien. Vergr. 430mal.

Die im Juli 1927 angesetzten Kulturen fruktifizierten zum ersten Male am 12. Juni 1928. Es war schwer, die Art der Sporangien festzustellen. Schließlich fand ich entleerte plurilokuläre Behälter (Abb. 3c). Wenn die Schwärmer noch nicht entlassen sind, unterscheiden sich die Behälter in Form und Farbe so wenig von rein vegetativen Zellfäden, daß man nicht mit Sicherheit ihre Sporangiennatur erkennt. Den Austritt der Schwärmer habe ich nicht beobachten können.

Die jungen Keimlinge (G_2) wurden dann wieder isoliert und fruktifizierten mit plurilokulären Behältern bereits am 17. August. Es gelang mir, bis zum Dezember 1929 sechs Generationen heranzuziehen, alle mit plurilokulären Behältern.

Sauvageau kultivierte *Leathesia difformis* (von Guéthary), ging aber von plurilokulären Sporangien aus. Die Algen fruktifizierten schon nach 22 Tagen wieder mit plurilokulären Behältern. Sehr häufig bestanden die Behälter nur aus einer einzigen Zelle oder aus 2—4 Zellen. Nach weiteren acht Tagen wurde die Fruktifikation reichlicher, und es traten Sporangien auf, die bis zu zehn Zellen zählten. Die zweite Generation trug ebenfalls plurilokuläre Behälter.

Eine Ergänzung zu diesen Untersuchungen gibt mein Kulturergebnis. Schwärmer aus unilokulären Behältern entwickeln sich zu Pflanzen mit plurilokulären. Es liegt nahe, in den unilokulären Sporangien der *Leathesia* Reduktionsteilung zu vermuten, die in Kultur erhaltenen Pflanzen als Haplonten anzusprechen. Vielleicht überdauert *Leathesia* nun in Gestalt solcher Zwerghaplonten den Winter. Es müßte zum Sommer die Diplophase wiederhergestellt werden, indem die Schwärmer aus den plurilokulären Behältern kopulieren. Die Annahme liegt im Bereiche der Möglichkeit, bewiesen ist noch nichts. *Pylaiella* hat uns ja gelehrt, daß wir nicht ohne weiteres aus der Sporangienform auf das zytologische Verhalten schließen können.

c) *Scytosiphon Lomentaria* (Lyngb.) Ag.

Zu den Phaeosporeen, von denen unilokuläre Behälter noch unbekannt sind, gehört auch *Scytosiphon Lomentaria.* Berthold hat 1881 als erster bei dieser Alge die Kopulation der Schwärmer aus plurilokulären Behältern beobachtet. Kuckuck stellte in Helgoland Kopulation im März und Oktober fest, vermißte sie dagegen im August. Unter 100 Schwärmern erhielt er höchstens eine Zygote. Das Schicksal der Zygoten ist unbekannt. Alle Versuche, in Helgoland Kopulation zu erzielen, schlugen bei mir fehl. Das mag zum Teil daran liegen, daß ich meine Untersuchungen meist in den Sommermonaten vornahm.

Immerhin erachtete ich es für wichtig, diese Alge, die bisher als schwer kultivierbar galt (Reinke 1878, Schiller 1928), in Kultur zu nehmen. Die Isolierungsmethode ist im allgemeinen Teil beschrieben.

Reinke hat schon einige Keimlinge abgebildet. Das eine Bild zeigt „aus einem alten Sporenhaufen hervorwachsende Anfänge von Scytosiphonröhren", das zweite zwei weiter entwickelte Pflanzen. Ferner gibt Kuckuck in seiner Monographie Bilder von sogenannten *Scytosiphon*vorkeimen. Zur Entwicklungsgeschichte der *Scytosiphon*röhren habe ich nichts weiter hinzuzufügen, ich verweise deshalb auf die Reinkesche Arbeit.

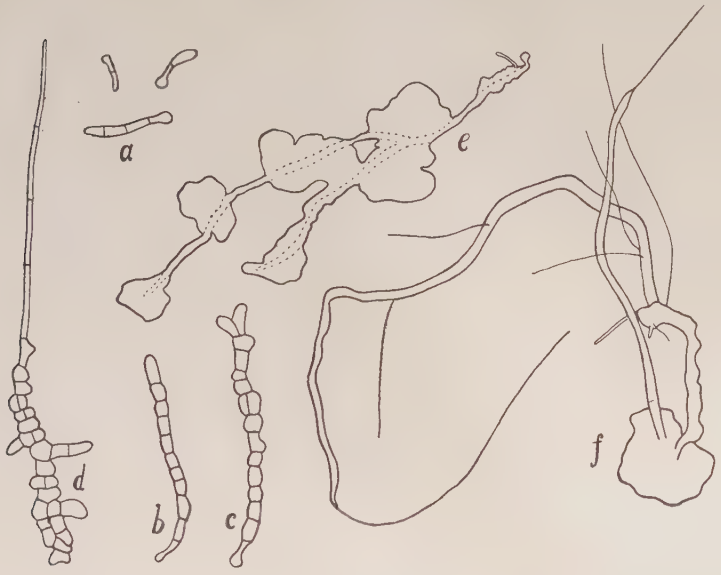


Abb. 4.
Scytosiphon Lomentaria. Keimlinge von verschiedenem Alter aus der Kultur.
Vergr. a—d: 256mal; e, f: 48mal.

Die Keimung tritt sofort nach dem Festsetzen der Schwärmer ein. Die Spore treibt einen kurzen Keimschlauch, und bald wird die erste Zellwand gebildet. In den meisten Fällen entwickelt sich zuerst ein monosiphoner Zellfaden (Abb. 4b), in dem aber nach kurzer Zeit Längsteilungen auftreten (Abb. 4, c und d). An einigen Stellen wächst der Thallus dann besonders stark in die Dicke und erhält dadurch — makroskopisch betrachtet — ein schnurartiges Aussehen. (Tafelabb. 2 und 3). Solche Thalli gelangten oft ohne Ausbildung von *Scytosiphon*röhren zur Fruktifikation; doch manchmal entsprangen später noch aus diesen Schnüren echte *Scytosiphon*röhren (Tafelabb. 5).

Der andere Typus der Keimung, den ich für den Normaltypus halte, weil die Pflanzen in der Natur mit einer kleinen Haftscheibe versehen sind, trat in den Kulturen viel seltener auf. Die Keimlinge bilden bald verhältnismäßig große Haftscheiben aus (Tafelabb. 4 und 6), an denen sich mehrere aufrechte *Scytosiphon*röhren entwickeln können (Abb. 4f und Tafelabb. 5). Die Haftscheibenbildung setzt oft noch sehr spät ein, kann sogar bei schon fruktifizierenden Pflanzen plötzlich auftreten.

Welche Faktoren bald die eine Art der Keimung bald die andere auslösen, konnte nicht ermittelt werden. Die Pflanzen der zweiten Generation wuchsen unter gleichen Bedingungen auf, alle in Nährlösung nach Schreiber, die immer zur gleichen Zeit erneuert wurde, aber nur in zwei Kulturgefäßen bildeten sich Haftscheiben, und zwar ausnahmslos bei allen Keimlingen, während in den anderen Schalen solche auch nicht vereinzelt auftraten. Die erste, dritte und vierte Generation bildeten anfangs keine Haftscheiben aus, erst bei reifen Pflanzen wurden vereinzelt Anfänge von Haftscheibenbildung beobachtet.

Es mag in diesem Zusammenhange erwähnt werden, daß dieselbe Erscheinung sich auch bei meinen Kulturen von *Ectocarpus repens* Rke. zeigte. Die für diese Art typische schon von Kjellman (1872) abgebildete Scheibe entwickelte sich nur selten, wenn sie aber auftrat, bildete sie sich wieder ohne Ausnahme bei allen Keimlingen in einem Esmarchschälchen.

Man könnte zunächst daran denken, die Beschaffenheit des Glases der Esmarchschälchen für diese Erscheinung verantwortlich zu machen. Hartmann (1921) hat bei seinen *Eudorina*-Kulturen beobachtet, daß das Glas nach 2—3 Jahren starke Änderungen erfahren hat und Niederschläge auftreten, die nicht mehr entfernt werden können. Die Kulturen gedeihen dann nicht mehr normal, und deshalb müssen neue Gläser verwendet werden. Dies kann jedoch bei meinen Kulturen nicht die Ursache der verschiedenartigen Keimung sein, denn es wurden alle in den gleichen Gefäßen angesetzt und zeigten trotzdem ein ganz verschiedenes Verhalten. Bei *Ectocarpus repens* fehlte die Haftscheibenbildung in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen und trat dann plötzlich nach ungefähr einem Jahre in einem einzigen Schälchen wieder auf.

Schließlich sei noch etwas über die Art der Fruktifikation gesagt. Alle vier aufeinanderfolgenden Generationen trugen plurilokuläre Sporangien zwischen typisch ausgebildeten Paraphysen (Abb. 5). Die erste Generation (im Juni 1928 in Helgoland isoliert) fruktifizierte bereits Mitte August 1928, Mitte September trug die zweite Generation schon reife Sporangien. Dann trat eine längere Pause ein, und erst Anfang März 1929 entließ die dritte Generation aus plurilokulären Behältern die ersten Schwärmer, die sich bis Mitte Oktober zu fruktifizierenden Pflänzchen entwickelt hatten.

So bereitet die Kultur von *Scytosiphon* keine Schwierigkeiten mehr, und es wird hoffentlich in absehbarer Zeit gelingen, auch die Entwicklung der Zygoten bis zur Fruktifikation zu verfolgen.

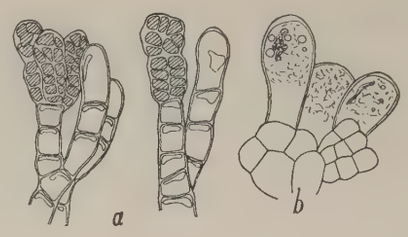


Abb. 5.
Scytosiphon. Plurilokuläre Behälter (a) und Paraphysen (b). Vergr. 430mal.

d) *Tilopteridales.*

I. Bisherige Untersuchungsergebnisse.

Als Vertreter dieser interessanten Algengruppe finden sich in Helgoland *Tilopteris Mertensii* (Smith.) Kütz. und *Haplospora globosa* Kjellm. Daß unsere Kenntnisse hier noch so große Lücken aufweisen, ist zurückzuführen auf das seltene Vorkommen dieser Algen.

Zum leichteren Verständnis schicke ich den eigenen Beobachtungen eine Zusammenstellung der schon bekannten Tatsachen voraus. Grundlegend ist die Arbeit von Reinke (1889). *Haplospora globosa* besitzt am Ende der Seitenzweige, selten interkalar, sogenannte Monosporangien, die eine einzige große, behäutete Monospore entlassen. Während im jungen Monosporangium ein Zellkern vorhanden ist, besitzt die reife Monospore 4 Kerne. Reinke konnte gelegentlich auch 6, 8 und mehr Kerne feststellen. An vielen Standorten der *Haplospora,* beispielsweise in der Ostsee, kommt, wenn auch weitaus seltener als diese, *Scaphospora speciosa* vor, die im vegetativen Aufbau mit *Haplospora* übereinstimmt. Die Monosporangien der *Scaphospora* sind dem Zellfaden eingesenkt, weil der Bildung der Monosporangien hier Längsteilungen vorausgehen. Manchmal stehen sie auch interkalar. Die großen nackten, einkernigen Monosporen gehen nach Reinke nach dem Ausschlüpfen bald zugrunde. Außer diesen Monosporen besitzt *Scaphospora* plurilokuläre Behälter, die kleine zweigeißlige Schwärmer entlassen, die dem Bau nach den Spermatozoiden anderer Phaeophyceen gleichen (Reinke, Kuckuck 1912). Wenn auch noch keine Beweise für das Vorhandensein geschlechtlicher Fortpflanzung vorliegen, so wird doch fast allgemein angenommen, daß *Scaphospora* die Geschlechtsgeneration (Haplophase) der *Haplospora* ist, daß also beide Algen dem gleichen Entwicklungskreise angehören (Reinke 1889, Kylin 1917, Oltmanns 1922). Eine Bestätigung findet diese Ansicht durch einen Fund von Brebner (1896), der an einer Pflanze, die plurilokuläre Behälter trug, außer den einkernigen Monosporen vierkernige beobachtete. Die Monosporangien der *Scaphospora* wären demnach Oogonien, die plurilokulären Behälter die Antheridien. In den Monosporen der *Haplospora* fände Reduktionsteilung statt. Das für die Reduktionsteilung charakteristische Synapsisstadium hat Nienburg (1923) am Helgoländer Material nachgewiesen und glaubt aus den weiteren Teilungsbildern auf Reduktion der Chromosomenzahl beim ersten Teilungsschritt schließen zu können. Demnach müßte *Haplospora-Scaphospora* regelmäßigen Generationswechsel aufweisen. Aber gerade bei Helgoland kommt wohl *Haplospora* vor, *Scaphospora* dagegen ist dort noch nie gefunden worden. Nienburg spricht nun die Vermutung aus, daß dort vielleicht Zwerggametophyten auftreten, die bisher übersehen wurden.

Ganz ähnlich müßte sich *Tilopteris Mertensii* verhalten. Die Monosporangien stehen hier interkalar und entlassen einkernige, nackte Monosporen, die leicht keimen. An den gleichen Exemplaren befinden sich häufig wie bei *Scaphospora* plurilokuläre Behälter, die zweigeißlige Schwärmer entlassen. Daneben sollen nach Reinke Pflanzen existieren, die keine plurilokulären Behälter besitzen, sondern nur Monosporen. Diese Monosporen, mit Membran versehen, enthalten nach diesem Autor 2, 4 oder mehr Zellkerne. Er hält diese Pflanzen für durchaus ungeschlechtlich. Allerdings hat seither niemand mehr diese mehrkernigen Monosporen bei *Tilopteris* gesehen, und deren tatsächliches Vorkommen ist zweifelhaft. Darauf haben schon Kuckuck und in letzter Zeit Sauvageau (1928) hingewiesen.

Auf die Deutung von Sauvageau, der den Monosporen die Funktion von Brutkörpern zuschreibt, werde ich später noch eingehen.

Nach diesem kurzen Überblick werde ich nun über meine eigenen Beobachtungen berichten und beginne mit

II. *Tilopteris Mertensii* (Smith.) Kütz.

1. Vorkommen.

Während zu Kuckucks Zeiten *Tilopteris* noch eine häufige Alge auf der Töckbank war (Kuckuck 1912), gehört sie heute zu den seltenen Formen. Wenn auch 1925 nur ein im Plankton treibendes Büschel gefunden wurde, und ich 1927 vergeblich nach *Tilopteris* dredschte, so wage ich daraus auf die Häufigkeit der Alge in diesen beiden Jahren noch keinen Schluß zu ziehen. Ein systematisches Durchsuchen des Dredschmaterials, was hierbei unbedingt erforderlich ist, wurde damals nicht vorgenommen. In den beiden folgenden Jahren dagegen sind die Steine im Laboratorium gründlich untersucht worden; dies erst hatte den gewünschten Erfolg.

Auf Töck fand ich *Tilopteris* niemals, sondern nur auf Geröllsteinen (Helgoländer Felsgestein) des Nordhafens aus einer Tiefe von 4—6 m. Auffallend ist, daß *Tilopteris* wie auch *Haplospora* sehr oft gemeinsam mit *Sphacelaria* und *Chaetopteris*, auch mit *Phyllitis* (besonders 1929, als diese massenhaft auftrat) die Steine besiedelt.

Die Vegetationsperiode ist eine sehr kurze, im April tritt die Alge auf, Ende Mai bis Anfang Juni ist der Höhepunkt erreicht, spätestens im Juli verschwindet sie ganz plötzlich. Im Juli ist *Tilopteris* schwer aufzufinden, weil meist nur noch die basalen, sphacelariaartigen Teile am Substrat haften, während der *Ectocarpus*-ähnliche obere Teil abgerissen ist; sie kann daher leicht übersehen werden. 1928 habe ich zu dieser Zeit besonders gründlich das Dredschmaterial durchsucht und fand Mitte Juli vier alte Exemplare (nur basale Teile), darunter eine Pflanze, aus deren basalem Teil wieder neue monosiphone Fäden sproßten, die reichlich junge Monosporangien trugen. Es hat den Anschein, als ob diese basalen Thallusstücke der Alge bis zum nächsten Jahre erhalten bleiben können, um dann von neuem auszutreiben.

Überraschend war das reichliche Vorkommen von *Tilopteris* und *Haplospora* nach dem kalten Winter 1928/29.

Über das Auftreten der Monosporen und plurilokulären Behälter läßt sich kurz folgendes sagen: zuerst entwickeln sich Monosporen, meist sehr zahlreich, die plurilokulären Behälter aber reifen erst zu einer Zeit, in welcher manche Exemplare schon im Absterben begriffen sind, also fast alle Monosporen schon entlassen haben. Damit soll nicht gesagt sein, daß nicht auch an Pflanzen mit plurilokulären Behältern noch junge Monosporangien sitzen können, sondern nur, daß die plurilokulären Behälter bedeutend später zur Reife gelangen als die Monosporen.

2. Kulturergebnisse.

Wie schon erwähnt, keimen die einkernigen Monosporen bald nach dem Ausschlüpfen fast ausnahmslos. Die Keimung ist von verschiedenen Forschern ausführlich beschrieben worden, ich verweise deshalb in der Hauptsache auf die Arbeiten von Thuret (1855), Crouan (1867), Bornet (1891) und Sauvageau (1928).

Die Keimlinge sind in hohem Grade phototropisch reizbar. Tafelabb. 10 zeigt einen vorgeschrittenen Monosporenkeimling. I gibt die ursprüngliche Lichtrichtung an, bei welcher die Monospore (m) keimte und die ersten Entwicklungsstadien durchmachte. Die Polarität wird durch das Licht induziert. Negativ phototropisch reagiert das Rhizoid, positiv phototropisch ein ursprünglich monosiphoner Faden mit deutlich interkalarer Teilungszone (auf der Photographie nicht mehr zu sehen), die bei den anderen Fäden zum Teil recht klar hervortritt. Nach Änderung der Lichtrichtung (II) stellte der Keimling das Längenwachstum ein, es traten vielfach Längsteilungen auf; die dem Licht abgewandten Zellen bildeten Rhizoide aus, sowohl am ursprünglichen Rhizoid als auch am Sproß; die gegenüberliegenden Zellen wuchsen zu neuen positiv-phototropisch reagierenden Sprossen aus.

Trotz zahlreicher Versuche war es bisher nicht gelungen, in Kultur aus Monosporen fruktifizierende Pflanzen heranzuziehen. Sauvageaus Kulturen wurden schließlich durch Chytridiaceen und Diatomeen zugrunde gerichtet (Sauvageau 1928). Wir sehen daraus: Voraussetzung für eine rationelle Kultur ist sorgfältige Isolierung der Sporen, nur Reinkulturen können den gewünschten Erfolg sichern.

Im Juli 1928 isolierte ich 103 Monosporen. Sie entwickelten sich anfangs normal mit typischen aufrechten *Tilopteris*fäden, nahmen aber später mehr und mehr *Sphacelaria*-artigen Habitus an. Nur zwei der Keimlinge (in Esmarchschälchen kultiviert) fruktifizierten am 20. Februar 1929. Wie schon Sauvageau bemerkt, sind die in Kultur erhaltenen Monosporangien länger und schmaler als in der Natur. Die Monosporen traten aus den Sporangien aus und keimten sofort. Die zweite Generation hat bis heute noch nicht fruktifiziert. Plurilokuläre Behälter entwickelten sich in Kultur nicht.

Nun möchte ich noch mit einigen Worten eingehen auf die bis jetzt steril gebliebenen Kulturexemplare. Die Pflanzen haben ein Alter von 1½ Jahren und zeigen bis auf wenige ein völlig gesundes Aussehen. Die meisten Fäden sind polysiphon, vorübergehend hatten sich typische *Tilopteris*sprosse mit interkalarer Wachstumszone ausgebildet. In diesen traten später wiederholt Längsteilungen auf, so daß sie ihren ursprünglich monosiphonen Charakter

verloren haben. Rhizoidenbildung setzte zugleich in hohem Maße ein. An solchen Individuen entstehen oft massenhaft brutkörperartige, mehrzellige Gebilde ähnlich denen, wie sie Sauvageau (1928, Fig. 3, H, I) an Büscheln abbildet, die er acht Monate lang im Laboratorium hatte. Nach seinen Angaben sind diese Gebilde viel heller gefärbt als die Tragfäden, weil sie verhältnismäßig wenig Chromatophoren besitzen. In meinen Kulturen dagegen sind diese vielzelligen Körper besonders intensiv gefärbt, da die Zellen chromatophorenreich sind, und geben der ganzen Pflanze, wenn sie sehr zahlreich auftreten, eine viel dunklere Farbe. Diese Brutkörper, wie ich sie nennen möchte, deren Vorkommen in der Natur allerdings noch nicht erwiesen ist, haben keine konstante Gestalt wie die Brutknospen bei den Sphacelariaceen und bei *Choristocarpus*. Ihre Stellung ist verschieden: entweder lateral oder seltener terminal. (Abb. 6.) Sie können abfallen, was aber nur einmal beobachtet wurde, oder werden erst frei, wenn der Tragfaden abstirbt. Der in Abb. 6a dargestellte Brutkörper löste sich mit zwei Stielzellen los, als die drei voraufgehenden Zellen abgestorben waren. Nach der Isolierung bildete er Rhizoide und bald darauf aufrechte *Tilopteris*-sprosse. Besonders bei guter Ernährung beginnt die Keimung der Brutkörper häufig schon an der Mutterpflanze. Die gleiche Beobachtung hat man auch an den Brutkörpern der Sphacelariaceen gemacht, z. B. bei *Sphacelaria brachygonia* (Sauvageau 1901).

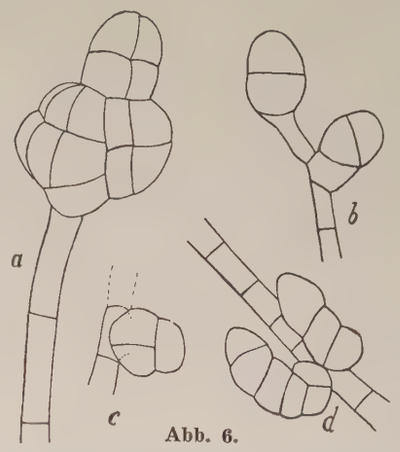


Abb. 6.
Tilopteris Mertensii, brutkörperartige Gebilde an Kulturexemplaren. Vergr. 205mal.

Noch eine andere Erscheinung, die ebenfalls bisher nur in Kultur beobachtet wurde, muß hier besprochen werden: nämlich die von Sauvageau (1928) geschilderte Bildung sogenannter „Hypnocysten". Nicht an Keimlingen, sondern an einer ausgewachsenen, aus der Natur stammenden Pflanze hat Sauvageau folgende Beobachtung gemacht: nach ungefähr einem Monat starben die meisten monosiphonen Teile der Alge ab, in einigen Zellen kontrahierte sich der Protoplast, umgab sich mit einer neuen Membran und war imstande, später wieder auszukeimen. Außerdem kann ein Faden auch in einzelne Zellen zerfallen. Aus solchen Hypnocysten gingen Pflänzchen hervor, die im nächsten Jahre mit Monosporen fruktifizierten.

In meinen eigenen Kulturen konnte ich gelegentlich ähnliche Erscheinungen bemerken. Durch Absterben einzelner Thallusstücke wurden Zellgruppen isoliert, fielen zu Boden und keimten wieder aus. In gut ernährten Kulturen trat niemals Fadenzerfall ein.

Wenn durch Verdunstung die Nährlösung stärker konzentriert wurde, ungefähr auf das Dreifache des normalen Salzgehaltes, rundeten sich die Protoplasten ab, nachdem sie sich von der Wand gelöst hatten, umgaben sich mit einer neuen Membran und keimten, wenn sie in frische Kulturflüssigkeit gebracht wurden, zu neuen Tilopteris-pflänzchen aus.

3. Die plurilokulären Behälter.

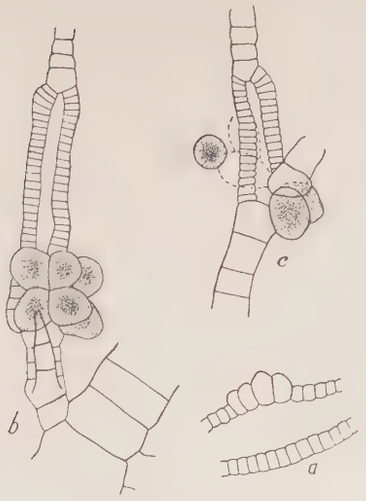


Abb. 7.
Tilopteris, plurilokuläre Behälter. Vergr. 205mal.

Die jungen Stadien der plurilokulären Behälter sind braun wie die vegetativen Zellen, mit zunehmender Reife verfärben sie sich mehr und mehr und zeigen im Zustand der Vollreife eine orange Färbung, die hervorgerufen wird durch die roten Augenflecke der Schwärmer zusammen mit den winzigen Chromatophoren. Eine sehr gute Zeichnung der zweigeißligen Schwärmer findet sich bei Kuckuck (1912). Der Austritt dieser Schwärmer ist schon oft beobachtet worden, ihre Funktion zu erforschen ist aber bis heute noch nicht gelungen. Die Angaben der älteren Forscher kann ich bestätigen: eine Attraktionswirkung üben die Monosporen in keiner Weise auf die Schwärmer aus. Die letzteren bleiben eine Zeitlang in Bewegung, setzen sich dann fest und runden sich ab. Keimung habe ich nicht beobachtet. Nach vier Tagen starben sie ab.

Sehr auffällige Bildungen an den plurilokulären Behältern fand ich sowohl im Jahre 1928 als auch 1929 an frisch gedredschtem Material. Meist an der Basis der Behälter (Tafelabb. 7 und 8), seltener in der Mitte, vergrößern sich einige Zellen sehr stark (Abb. 7a). Der Interzellularraum ist zu diesem Zeitpunkt schon ausgebildet. Abb. 7 ist nach lebendem Material im optischen Längsschnitt gezeichnet. Diese großen Zellen besitzen reichlich Chromatophoren und heben sich durch die braune Färbung von den übrigen Zellen der plurilokulären Behälter stark ab. Sieht man diese Erscheinung das erste Mal, so liegt es nahe, sie für eine anomale Bildung zu halten.

Das regelmäßige Auftreten bei Pflanzen in der Natur sowie die Weiterentwicklung deuten jedoch darauf hin, daß wir es hier mit normaler Ausbildung von bis jetzt unbekannt gebliebenen Fortpflanzungsorganen zu tun haben. Die einzelnen Zellen dieser traubig aussehenden Gebilde entlassen den Protoplasten als unbehäutete Spore, die zu amöboiden Bewegungen befähigt ist. Abb. 7c zeigt solche entleerten Behälter; der eine hat die Spore, die noch vor der Öffnung liegt, gerade entlassen. Die Entwicklung dieser Spore konnte leider nicht verfolgt werden, da eine Isolierung unmöglich war.

Ein anderes Mal gelang es, die Entwicklung sechs solcher Sporen zu beobachten. Wenn auch der Austritt selbst nicht gesehen wurde, so konnte doch aus der Größe und dem Auffinden entleerter Behälter, die vor dem Auslegen des Thallus bestimmt noch nicht vorhanden waren, mit Sicherheit geschlossen werden, daß es sich um diese Sporen handelte.

Zuerst veränderten die Sporen ihre gegenseitige Lage durch langsames Dahingleiten auf dem Glase. Die Änderungen der Gestalt waren nur gering. Nach einiger Zeit setzten bei drei Sporen amöboide Bewegungen ein, die in Abb. 8 dargestellt sind. An den Sporen bemerkte man anfangs einen etwas helleren, seitlich gelegenen Fleck, wie er bei Spore III noch gezeichnet ist. Dann trat eine kleine Ausstülpung ein, merkwürdigerweise immer ungefähr senkrecht zur Lichtrichtung. Die Ausstülpung verlängerte sich pseudopodienartig, wobei ein Teil des Inhaltes aus der Spore in die Spitze des Fortsatzes wanderte, der durch eine hyaline Stelle von der Spore getrennt war (I, 16^{10} und 16^{25}). Schließlich trennte sich die ursprüngliche Spore vollkommen ab (16^{35}), es trat eine Zweiteilung ein. Nach vier Tagen waren beide Teilungsprodukte abgestorben. Abb. 8 II stellt einen ähnlichen Fall dar, es trennt sich hier nur ein kleines Protoplasmakügelchen ab; Keimung trat ebenfalls nicht ein.

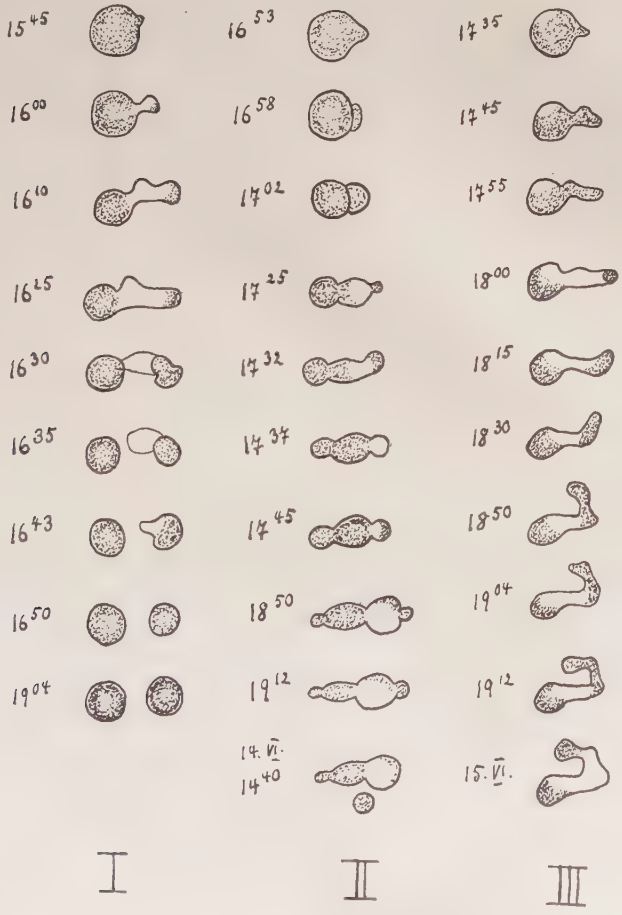


Abb. 8.
Tilopteris. Erklärung im Text.

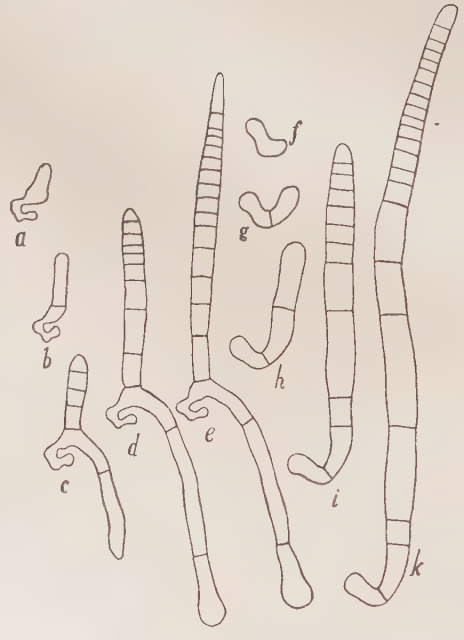


Abb. 9.
Tilopteris. Keimlinge aus den Sporen der großen Zellen der plurilokulären Behälter.
Vergr. 180mal.

Die dritte Spore (Abb. 8 III) verhielt sich etwas anders. Es kam nicht zu einer Teilung. Die Bildung des Fortsatzes setzte später ein als bei den anderen Sporen. Nach zwei Tagen hatte sie sich noch nicht wesentlich verändert (Abb. III 15. VI.). Am sechsten Tage war die Keimung deutlich. Die Bildung des ersten aufrechten Fadens setzte ein, eine Zellteilung aber hatte noch nicht stattgefunden (Abb. 9a). An dem 11 Tage alten Keimling war

bereits ein zweizelliges Rhizoid zu beobachten. Nach 14 Tagen machten sich die Anfänge der interkalaren Wachstumszone bemerkbar, die einen Tag später deutlich zu erkennen war (Abb. 9d, e).

Zwei andere Sporen keimten normal zu einem Faden aus, wenn auch die Keimung erst sehr spät, nämlich am 4. Tage nach dem Austritt, einsetzte. Die Entwicklung eines solchen Keimlings ist in Abb. 9, f—k, dargestellt. Die letzte der sechs Sporen ging schon am ersten Tage zugrunde.

Von den sechs Sporen sind also drei gekeimt. Die Aufnahme dieser drei Keimlinge (Tafelabb. 9, 19 Tage alt) ist mit der gleichen Vergrößerung hergestellt worden wie die des 28 Tage alten Monosporenkeimlinges (Tafelabb. 10). Sie sind im Habitus viel schmächtiger als die Monosporenkeimlinge. Auch noch nach einem Jahr waren die Pflanzen, die aus solchen Sporen hervorgegangen waren, an dem zartfädigen Thallus sofort zu erkennen. Nach ungefähr elf Monaten fruktifizierte eine dieser Pflanzen mit Monosporen, die normal keimten.

4. Besprechung der Untersuchungsergebnisse.

Bevor ich zur Auswertung der eigenen Beobachtungsergebnisse komme, möchte ich noch auf zwei Angaben in der Literatur hinweisen und dann anschließend kurz über die theoretischen Erörterungen von Sauvageau berichten.

Es ist anscheinend nicht das erste Mal, daß die traubigen Gebilde bei *Tilopteris* gesehen worden sind, obwohl in der neueren Literatur nie davon die Rede ist. Kuckuck führt in seinem Manuskript Bornet an, der folgende Feststellung machte: „Enfin on observe çà et là que les cellules qui ne se changent pas en logettes s'agrandissent beaucoup, font une forte saillie sur le côté de l'anthéridie et prennent l'apparence de sporanges. Ce sont, en effet, des sporanges dont le contenu s'est transformé en un corps reproducteur moins volumineux que la spore ordinaire du Tilopteris Mertensii, mais d'ailleurs toute semblable à elle et sortant, comme celle-ci, par une ouverture latérale du sporange." Dem fügt Kuckuck folgendes hinzu: „Solche Bildungen sind bei den Helgoländer Pflanzen recht häufig und in allen Abstufungen vorhanden, wie die beigegebene Figur zeigt." (Die Zeichnungen habe ich nicht finden können.) Sonst ist von diesen Organen weiter nichts erwähnt. Die Ursache ist wohl darin zu suchen, daß sie den Beobachtern entgangen sind oder aber für anomale Bildungen gehalten wurden, wie dies z. B. Bornet tut.

Sauvageau stellt, ohne die Bemerkung von Bornet zu erwähnen, zwei Theorien über den Entwicklungsgang von *Tilopteris Mertensii* und *Haplospora globosa* (bzw. *Scaphospora speciosa)* auf.

Es bestehen zwei Möglichkeiten:

1. Die Monosporen haben ihre Sexualität verloren und die Funktion von Brutkörpern erworben. *Tilopteris* und *Scaphospora* besitzen zwar noch Antheridien (plurilokuläre Behälter) und Oogonien (einkernige Monosporangien). Befruchtung ist aber noch nie beobachtet worden, die Eier üben keine Anziehung mehr auf die Schwärmer aus, sie keimen vielmehr parthenogenetisch. Die Antheridien sind demnach funktionslos geworden und werden allmählich wohl ganz verschwinden.

2. Die Monosporen sind schon immer Brutkörper (propagules) gewesen, haben also Geschlechtscharakter nie besessen. Schon in einer älteren Arbeit zieht Sauvageau (1899) aus Beobachtungen an *Acinetospora pusilla* Schlüsse auf das Verhalten der Tilopterideen. *Acinetospora* hat außer unilokulären und großzelligen plurilokulären Behältern Monosporen, die er für ungeschlechtlich hält. Ferner fand Sauvageau zwischen *Acinetospora pusilla* und *Ectocarpus Padinae (Giffordia* Buffh.) so große Ähnlichkeit, daß er annehmen möchte, es handele sich um ein und dieselbe Art. Nun besitzt aber *Ectocarpus Padinae* mutmaßliche Antheridien (kleinfächrige plurilokuläre Behälter). Es liegt die Vermutung nahe, daß Kopulation zwischen den Schwärmern der großzelligen und kleinzelligen plurilokulären Behälter stattfindet. In Anbetracht dieser Befunde hält Sauvageau es nicht für unwahrscheinlich, daß in früheren Zeiten die Schwärmer der plurilokulären Behälter von *Tilopteris* und *Scaphospora* solche aus großzelligen plurilokulären Behältern befruchtet haben. Die plurilokulären Behälter mit großen Fächern wären dann bei *Tilopteris* und *Scaphospora* schon jetzt vollkommen verschwunden.

Ich möchte betonen, daß sich diese Theorien nur auf Vermutungen und Analogieschlüsse gründen, zumal für die zum Vergleich herangezogenen Formen der Kopulationsakt in keinem Falle beobachtet wurde.

Wie lassen sich nun die Befunde am Helgoländer Material deuten? Die einkernigen Monosporen von *Tilopteris* als Eier aufzufassen, wie das mit Reinke allgemein geschieht, läßt sich wohl kaum mehr aufrecht erhalten, nachdem jetzt das Vorhandensein großfächriger plurilokulärer Behälter erwiesen ist. Es liegt viel näher, anzunehmen, daß die zweigeißligen Schwärmer aus den kleinen Fächern der plurilokulären Behälter die unbegeißelten Sporen aus den großen Fächern befruchten. Der Nachweis des Befruchtungsvorganges konnte allerdings nicht erbracht werden, vielleicht weil zu wenig brauchbares Material zur Verfügung stand. Für diese Deutung spricht auch das gleich-

zeitige Auftreten der klein- und großzelligen plurilokulären Behälter. Wenn die Monosporen wirklich Eier wären, so würde es unverständlich bleiben, daß diese früher reifen als die Antheridien. Protogynie ist hier ausgeschlossen, da sich alle Individuen in bezug auf die Reifezeit gleich verhalten.

Betrachten wir in diesem Zusammenhang noch einmal die Entwicklung der unbegeißelten Sporen aus den großen Zellen der plurilokulären Behälter. Das eigentümliche Verhalten bei der Keimung scheint für Parthenogenesis zu sprechen. Es keimen bei weitem nicht alle Sporen. Es macht den Eindruck, als ob die Sporen nur mühsam gewisse Hemmungen überwinden, um sich dann weiterentwickeln zu können. Die Pflanzen sind auch später noch viel zarter als die aus Monosporen hervorgegangenen. Bei parthenogenetischer Entwicklung beobachtet man häufig Unterschiede im Habitus; z. B. zeichnen sich die haploiden Fruchtkörper von *Collybia velutipes* durch schmächtigeren Wuchs aus (Kniep 1928). So sprechen auch diese Befunde für unsere Annahme, daß wir es hier mit weiblichen Geschlechtszellen zu tun haben, die zu parthenogenetischer Entwicklung befähigt sind.

Auffallend ist es, daß die mutmaßlichen Eier fast stets an der Basis der Behälter stehen und sich erst in einem fortgeschrittenen Stadium der plurilokulären Behälter herausdifferenzieren, wie dies Abb. 7a zeigt. In frühen Entwicklungsstadien habe ich nie Größenunterschiede festgestellt, alle Zellen sind morphologisch gleichwertig. Behälter mit nur großen Fächern, wie sie bei den oogamen *Ectocarpales* die Regel sind, wurden nicht beobachtet. Aber auch bei diesen können ausnahmsweise gemischte Gametangien auftreten. Zum Vergleich möchte ich eine Beobachtung von Kuckuck (1912) an *Nemoderma tingitana* heranziehen. *Nemoderma* besitzt rein weibliche und rein männliche Gametangien. In einem Falle beobachtete Kuckuck ein Gametangium, das an der Spitze männliche, an der Basis weibliche Gameten gebildet hatte. Bei *Nemoderma* sind allerdings im Gegensatz zu *Tilopteris* noch beiderlei Gameten mit zwei Geißeln versehen. Immerhin scheinen damit ziemlich enge Beziehungen zwischen den *Tilopterideen* und den oogamen *Ectocarpales* zu bestehen. Dies hat auch schon Kuckuck vermutet. In seinem Manuskript schreibt er darüber: „Lassen sie wirklich einen Schluß auf die ursprüngliche Form der Oogonien zu, so würden sich die Tilopterideen den heterogamen *Ectocarpus*arten wie *Ectocarpus Lebelii, fenestratus* und *secundus* auch mehr anschließen."

Wenn auch heute vermutlich die geschlechtliche Fortpflanzung bei *Tilopteris* ganz in den Hintergrund tritt gegenüber der Vermehrung durch Monosporen, so ist sie sicher früher von größerer Bedeutung gewesen. Es erhebt sich nun die Frage: Wo fand die Reduktionsteilung statt? Es scheint berechtigt, in Monosporangien den Ort der Chromosomenreduktion anzunehmen. In früheren Zeiten müßten also Pflanzen mit vierkernigen Monosporen, wie wir sie noch heute regelmäßig bei *Haplospora* vorfinden, existiert haben. Die Angaben in der Literatur über *Tilopteris* mit vierkernigen Monosporen gehen auf einen einzigen Fund von Reinke zurück. Sollte es sich nun wirklich um eine diploide *Tilopteris* gehandelt haben, und sind die vier Kerne in den Monosporen das Produkt einer Reduktionsteilung gewesen? Da Reinke angibt, auch mehr als vier Kerne in den Monosporen gesehen zu haben, hat es den Anschein, als ob es sich bei Reinkes *Tilopteris* um eine frühzeitige Keimung im Monosporangium gehandelt habe. Mit Kuckuck möchte ich annehmen, daß diese Keimung in situ auf den Transport von Helgoland nach Kiel zurückzuführen ist. Es besteht außerdem die Möglichkeit, daß es ein altes *Tilopteris*exemplar war, bei denen häufig auch in der Natur Keimung der Monosporen in situ eintritt. Kuckuck hat in Helgoland nie *Tilopteris* mit vierkernigen Monosporen gesehen, auch in den letzten beiden Jahren wurden nur einkernige beobachtet. Das wird verständlich, wenn wir eine Rückbildung der geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane annehmen.

Als Ursache für eine solche Rückbildung können sowohl innere als auch äußere Faktoren in Frage kommen. Es ist wohl möglich, daß *Tilopteris* die Fähigkeit zum Kopulieren unter den im Freien herrschenden Bedingungen aus nicht präzisierbaren inneren Gründen verloren hat und infolgedessen die Geschlechtsorgane nur noch selten ausgebildet werden. Andererseits liegt aber auch die Vermutung nahe, daß es veränderte Außenbedingungen sind, die eine Befruchtung nicht zustande kommen lassen und zugleich die parthenogenetische Entwicklung fördern. Auch bei anderen Algen scheint gerade in Helgoland eine starke Neigung zur Parthenogenesis zu bestehen, so z. B. bei *Ectocarpus siliculosus* und *Scytosiphon Lomentaria*. Vielfach wird der Temperatur ein besonderer Einfluß zugeschrieben. Denn in südlichen Meeren ist die sexuelle Stimmung meist viel stärker ausgeprägt als im Norden. Es ist allerdings sehr fraglich, ob nur ein Faktor für diese Erscheinung verantwortlich zu machen ist. Wichtige Aufschlüsse in dieser Richtung können nur Kulturversuche geben. Leider sind bisher in meinen Kulturen keine Geschlechtsorgane aufgetreten. So müssen wir uns vorerst mit der Feststellung begnügen, daß in der Natur die kopulationsbedingenden Faktoren nicht mehr verwirklicht zu sein scheinen, womit das Fehlen der vierkernigen Monosporen übereinstimmt.

Die Geschlechtspflanzen besitzen nun außer den plurilokulären Behältern noch einkernige Monosporangien. Die einkernigen Monosporen von haploiden (?) Pflanzen erzeugen wieder Haplonten mit einkernigen Monosporen, wie mein Kulturversuch gezeigt hat. So möchte ich glauben, daß Monosporangien mit und ohne Reduktionsteilung existieren können — oder vielleicht besser gesagt: existierten — also vier- und einkernige, wie es ja auch unilokuläre Sporangien mit und ohne Reduktionsteilung gibt, nämlich auf diploiden und haploiden Pflanzen.

Demnach sind die einkernigen Monosporen als eine Nebenfruktifikationsart aufzufassen. Wir können wohl sagen, wie Sauvageau das tut, sie haben die Funktion von Brutkörpern erworben. Wir können sie selbst aber nicht als solche bezeichnen; denn unter Brutkörper verstehe ich einen rein vegetativen Zellenkomplex, der nie einem regelmäßigen Generationswechsel notwendig eingefügt war und zur vegetativen Vermehrung beiträgt.

In der Gegenwart pflanzt sich *Tilopteris* nach meiner Ansicht fast ausschließlich durch die einkernigen Monosporen fort. Die Vermehrung durch die sogenannten Hypnocysten ist in der Natur nach meinen Beobachtungen nicht von Bedeutung. Am Ende der Vegetationsperiode sterben die *Tilopteris*pflanzen im allgemeinen vollständig ab. An frisch gesammeltem Material habe ich nie derartige Hypnocystenbildungen gesehen und nehme aus diesem Grunde an, daß sie durch ungünstige Kulturbedingungen verursacht werden. *Ectocarpus siliculosus* zerfiel bei sehr schlechter Ernährung in einzelne runde Zellen, die imstande waren, auszukeimen, und zu neuen fruktifizierenden Pflänzchen heranwuchsen. Ferner möchte ich an eine Arbeit von Tobler (1907) erinnern, in der ein Zerfall in Einzelzellen bei verschiedenen Florideen beschrieben ist. Damit will ich nicht behaupten, daß solche Regenerationserscheinungen in der Natur nie auftreten, nur möchte ich ihnen keine größere Bedeutung für die Fortpflanzung zukommen lassen.

III. *Haplospora globosa* Kjellm.

1. Vorkommen.

Gemeinsam mit *Tilopteris* wächst *Haplospora globosa* auf den Geröllsteinen des Nordhafens. Nach P. Kuckucks Angaben aus dem Manuskript kam sie früher besonders auf der Töckbank zusammen mit *Tilopteris* in einer Tiefe von 6—8 m vor. Als zweiten Standort gibt er „die Riffe, die von der Nordspitze der Düne ausgehen", an. Bei niedrigem Wasserstand konnte er sie dort vom Boote aus mit der Hand sammeln. Sie wuchs im Schatten größerer Algen (z. B. *Desmarestia aculeata).* Nienburg (1923) fand *Haplospora* reichlich fruktifizierend auf den Kalbertanklippen der Helgoländer Düne. In den drei letzten Jahren (1927—29) habe ich dort Haplospora nicht gesehen. Nach brieflicher Mitteilung hat Dr. Schreiber im Frühjahr 1930 eine Pflanze vor der Düne angewachsen gefunden.

Wenn *Tilopteris* die ersten Monosporen entläßt, steht *Haplospora* schon am Ende der Vegetationsperiode. Am 30. Mai 1928 fand ich neben *Tilopteris* noch ein altes Büschel von *Haplospora* mit vielen entleerten Sporangien und einigen reifen vierkernigen Monosporen, ein- und zweikernige wurden nicht mehr beobachtet. Bis zum 7. Juni fruktifizierte *Tilopteris* noch reichlicher, *Haplospora* war bereits verschwunden.

Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Befunde im Jahre 1929.

1929	*Haplospora*	*Tilopteris*
21. V.	reife Monosporen	steril
22. V.	reife Monosporen	junge Monosporangien und vereinzelt junge plurilokuläre Behälter
24. V.	—	einige reife Monosporen, junge plurilokuläre Behälter
25. V.	alte Büschel mit zahlreichen Monosporen	junge Monosporangien
28. V.	wenig alte Exemplare	Monosporen reichlich, einige reif
29. V.	wenig alte Exemplare mit Monosporen	Monosporen und pluril. Behälter
30. V.	losgerissene verschmutzte Exemplare	große Büschel, reife Monosporen und junge pluril. Behälter
31. V.	—	Monosporen, pluril. Beh. orange
3. VI.	—	Monosporen, pluril. Beh. mit kleinen und großen Zellen
5. VI.	—	Monosporen, pluril. Beh. mit kleinen und großen Zellen
6. VI.	—	wenig Tilopteris, 1 Exemplar mit vielen, z. T. reifen pluril. Beh., kleine und große Zellen; Austritt aus ersteren beobachtet.
7. VI.	—	Til. reichlich, Monosporen und pluril. Beh. mit großen und kleinen Zellen

2. Keimung der Monosporen und Kulturversuche.

Die Monosporen der *Haplospora* sind mit einer dünnen Membran versehen und keimen leicht. Die Keimung ist schon ausführlich von Reinke (1889) beschrieben worden. Die Spore teilt sich entsprechend den vier Kernen in einen Komplex von vier Zellen; durch weitere Kern- und Zellteilungen bildet sich ein vielzelliger Körper. Entweder erst jetzt oder schon am 8-zelligen Keimling beobachtete Reinke Rhizoidbildung. Diese Art der Keimung bezeichnet er als die normale. Einen Fall abnormer Keimung glaubt er in der Natur gesehen zu haben. Zwischen dichten Büscheln von *Haplospora* befanden sich Keimlinge. Die Sporen hatten ohne vorherige Zellteilung ein Rhizoid ausgebildet. Einer der vier Kerne wanderte in das Rhizoid, teilte sich hier, und die erste Zellwand gliederte das Rhizoid von der Spore ab. In dem eigentlichen Sporenkörper fand Reinke 3—5 Kerne, die einen degenerierten Eindruck machten. In Nienburgs Kulturversuchen war nun gerade diese Art der Keimung die Regel, während bei meinen Keimlingen die Rhizoidbildung nur selten primär auftrat. Eine einzige Monospore, die sofort nach dem Austritt isoliert worden war, bildete das Rhizoid, bevor Anfänge der Wandbildung festzustellen waren. Der eine der vier Kerne wanderte in das Rhizoid. Erst in der zweiten Nacht fanden die ersten Kern- und Zellteilungen statt. Ebenso verhalten sich die Sporen häufig bei der Keimung in situ. Im allgemeinen aber setzte die Rhizoidbildung sehr spät ein, oft lange nach der Ausbildung eines vielzelligen Körpers, wie es an zwei Keimlingen der Photographie (Tafelabb. 11) gut zum Ausdruck kommt. Nicht selten sind an einem Keimling zwei Rhizoide zu beobachten. So sprechen meine Kulturergebnisse für die Reinkesche Auffassung. Ich möchte jedoch noch darauf hinweisen, daß die Monosporen im Laboratorium in stehendem Wasser keimen und vielleicht dadurch die Ausbildung der Rhizoide etwas verzögert wird.

In den ersten 3—4 Wochen machen die Keimlinge noch einen völlig gesunden Eindruck, dann fangen sie aber bald an zu kränkeln; ganze Zellgruppen in den Rhizoiden, die sich oft stark verzweigt haben, sterben ab; ein aufrechter positiv-phototroper Thallusfaden wird in der Regel nicht gebildet. Nur zweimal beobachtete ich einen normalen *Haplospora*faden, allerdings noch unverzweigt, der in ein Haar auslief. Leider stellte er sein Wachstum bald wieder ein. Eine dieser Pflanzen zeigt die Photographie (Tafelabb. 12). Das Keimpflänzchen ist stark mit Bakterien besetzt. In noch älteren Entwicklungsstadien sind die Endzellen der Rhizoide vielfach blasig aufgetrieben, was wohl auf den schädigenden Einfluß der Bakterien zurückzuführen ist. Zwei Keimlinge von 1928 sind noch (Oktober 1930) am Leben, zeigen aber nur Rhizoidbildung.

Was ist nun die Ursache für das Mißlingen aller Kulturen? Schon Reinke bekam die Keimlinge nicht über die ersten Stadien der Entwicklung hinweg. Auch Nienburgs Kulturversuche waren erfolglos. Zwar ist es jetzt gelungen, *Tilopteris,* von Monosporen ausgehend, in Kultur bis zur Fruktifikation zu bringen. Aber unter den gleichen Bedingungen konnte *Haplospora,* die bekanntlich mit *Tilopteris* zusammen in der Natur vorkommt, nicht zu normaler Entwicklung gebracht werden. Eine größere Empfindlichkeit der *Haplospora* gegenüber äußeren Faktoren ist bestimmt vorhanden. Es ist möglich, daß die Temperatur großen Einfluß hat. *Haplospora* verschwindet in Helgoland viel plötzlicher als *Tilopteris,* die sich ziemlich lange halten kann, die ja sogar im Juli noch einmal frisch ausgetrieben war und Monosporen bildete. Im Laboratorium sind größere Temperaturschwankungen nicht zu vermeiden; die Temperatur der Kulturflüssigkeit liegt oft 8—15° über der Temperatur des Meeres, die während der Vegetationsperiode der *Haplospora* herrscht. Außerdem hat die Zimmerluft wohl schädigenden Einfluß auf die Keimlinge ausgeübt. Es ist zu verstehen, daß unter solchen anomalen Bedingungen die Pflanze weniger widerstandsfähig ist als in der Natur.

3. Zytologie der Keimlinge.

Zytologisch untersucht wurden sechs Tage alte Keimlinge. Häufig treten 2- bis 4-kernige Zellen auf. Kernteilung und Zellteilung verlaufen also nicht immer simultan. Die Photographie (Tafelabb. 13) zeigt einen Keimling mit einer dreikernigen Zelle, zwei Kerne liegen in der Bildebene, der dritte etwas tiefer. Die Kerne in den Zellen der Rhizoide (Tafelabb. 14) sind annähernd viermal so groß wie die Kerne der anderen Zellen.

Die Mitosen in den Keimlingen gaben leider keinen eindeutigen Aufschluß über die Chromosomenzahl. Trotzdem die meisten Teilungsstadien einen völlig normalen Eindruck machen, kommt doch auch ungleichmäßiges Abwandern der Chromosomen nach den Polen der Spindel vor, die in diesem Falle manchmal nicht klar ausgebildet ist. Aus diesem Grunde können die hier festgestellten Zahlen nur unter Vorbehalt verwendet werden.

In den Anaphasen der Rhizoide wurden bis zu 18 Chromosomen gezählt, die im Vergleich zu den Chromosomen der übrigen Zellen ziemlich klein sind. In einem Rhizoid fand ich in einer Zelle drei Anaphasen. Die Platten zeigen hier nur ungefähr 8 kleine Chromosomen und haben einen entsprechend geringen Durchmesser. Störungen in den voraufgegangenen Teilungen müssen zu diesen Zwergkernen geführt haben. Abb. 10 stellt Mitosen aus dem vielzelligen Körper dar. Bei a sind die Chromosomen schon differenziert und kurz vor der Einordnung in die Äquatorialebene. Es sind ungefähr 24 Chromosomen, die merkwürdigerweise eine paarige Anordnung erkennen lassen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier die Spaltung schon vollzogen ist, daß also als Haploidzahl 12 angenommen werden kann. In Abb. 10b sind wieder ungefähr 24 Chromosomen zu zählen. Man hat den Eindruck, als handele es sich hier um zwei übereinanderliegende Platten. Dann müßte eine Spaltung für die nächste Teilung schon in Vorbereitung sein, denn rechts entspricht ein Chromosom der oberen Platte einem Paar der unteren. Es läßt sich aber aus den wenigen brauchbaren Stadien noch kein Schluß ziehen, zumal Störungen im Ablauf der Mitosen mit Sicherheit festgestellt sind.

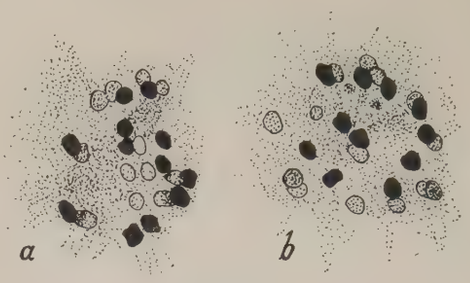


Abb. 10.
Haplospora globosa. Mitosen aus den Keimlingen.
Vergr. 9450mal.

Der zytologische Befund zeigt uns, wie tiefgreifend die Schädigungen sind. Denn es handelt sich hier um 6 Tage alte Keimpflanzen, die in Helgoland in der Biologischen Anstalt in einem sehr günstig gelegenen Nordzimmer kultiviert wurden, also nur verhältnismäßig geringen Temperaturschwankungen ausgesetzt waren. Um so verständlicher sind die Mißerfolge mit Kulturen, die in Berlin weitergeführt wurden.

4. Zytologie der Monosporangien.

Nienburg (1923) hat die Monosporangien der Helgoländer *Haplospora* zytologisch untersucht. Er stellte in ihnen Spirem und Synapsis fest, eine typische Diakinese hat er nicht gefunden. In seiner Figur 5 gibt er „ein allerdings nicht sehr klares Bild einer Diakinese" und äußert sich dazu: „an einzelnen erkennt man jedenfalls die Doppelnatur der sich zusammenziehenden Chromatinelemente mit Sicherheit". In der Metaphase der ersten Teilung zählte er in Polansicht 28—30 „auffallend dicke Chromosomen" (s. Nienburg Fig. 7), die sich mit Beginn der Anaphase in kleinere Stücke spalten. In Fig. 10 gibt er eine Polansicht einer Metaphase der 2. Teilung. In dieser Polansicht zählt er „wieder deutlich etwa 30 Chromosomen, die aber erheblich kleiner sind als bei der ersten Teilung". Nienburg glaubt nun aus diesen Befunden auf eine Reduktionsteilung schließen zu dürfen. Die in der Metaphase der ersten Teilung abgebildeten 28—30 Chromosomen wären demnach bivalent, die ca. 30 Chromosomen in der zweiten univalent. So ergibt sich für die Diploidzahl 56—60.

Findet nun in den Monosporangien wirklich eine Reduktionsteilung statt, so muß auch in Helgoland die Sexualform existieren. Da aber die *Scaphospora* dort noch nie gefunden worden ist, so spricht Nienburg die Vermutung aus, daß in Helgoland vielleicht Zwerggametophyten vorkommen.

Da sich nun Nienburgs Untersuchungsergebnisse nicht ohne weiteres mit meinen Beobachtungen an den Keimlingen (Chromosomenzahl) in Einklang bringen lassen, war es auf alle Fälle von größtem Interesse, die Verhältnisse in den Monosporangien noch einmal nachzuprüfen. Um Teilungen zu erhalten, wurden die Pflanzen einige Stunden vor der Fixierung verdunkelt. Material, das ich im Boot sofort fixiert hatte, wies keine oder nur sehr wenig Mitosen auf. Vegetative Teilungen sind an ausgewachsenen Pflanzen leider so selten, daß sie nicht verfolgt werden konnten. Ich muß mich deshalb wie Nienburg auf die Teilungen im Monosporangium beschränken.

Spirem und Synapsisstadien sind besonders zahlreich in den Präparaten. Daraus kann geschlossen werden, daß sie von langer Dauer sind. Sie werden ganz charakteristisch ausgebildet. Wie Nienburg schon betont hat, kommt es zu einer Schleifenbildung wie bei *Fucus* (Yamanouchi 1909). Die Auflösung der Synapsis konnte nicht verfolgt werden.

Eine typische Diakinese scheint zu fehlen. Das in Abb. 11a, b dargestellte Stadium ist ein späteres als das von Nienburg (Fig. 5). Hier weist der Kern dichten plasmatischen Inhalt auf. Im Kern liegen 26 Chromatinelemente, die deutlich eine Paarigkeit erkennen lassen. Allmählich kontrahiert sich das Chromatin an den blasigen z. T. ringförmigen Gebilden an zwei entgegengesetzten Polen. Die gleichen Bilder wurden auch an *Pylaiella* beobachtet. Noch bevor sich klare Paare herausdifferenziert haben, setzt intranucleär die Spindelbildung ein. In Abb. 11a sind Anfänge der Spindel zu erkennen, in Abb. 11c ist die Spindel schon weiter ausgebildet. Die Einordnung in die Äquatorialebene beginnt, trotzdem ist auch hier immer noch keine klare Paarung eingetreten.

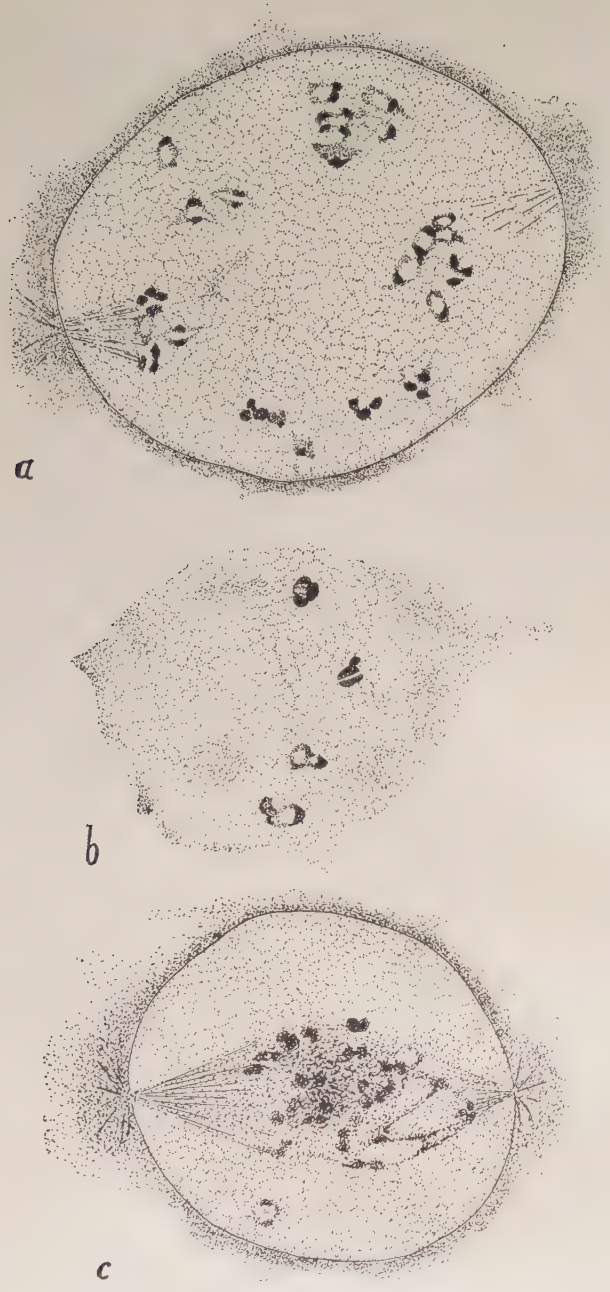


Abb. 11.

Haplospora. Kern im diakineseartigen Stadium in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. a) und b) Anfänge der Spindelbildung. c) Intranucleäre Spindelbildung, Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte. Vergr. 6000mal.

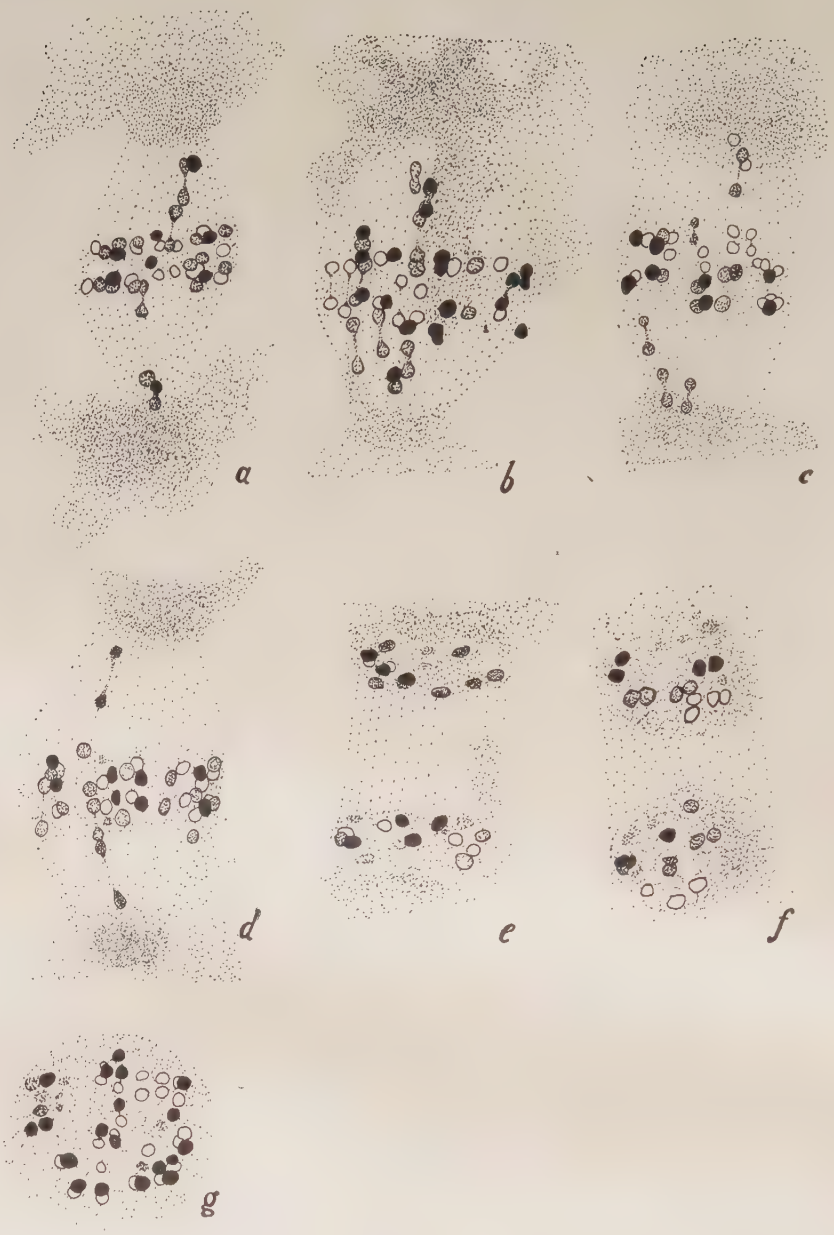


Abb. 12.

Anaphasen der zweiten Teilung im Monosporangium von *Haplospora.* Vergr. 6300mal.

In der Metaphase der ersten Teilung liegen über 20 längliche Chromosomen, die in der Mitte stark eingeschnürt sind. Meist haben einige die Spaltung schon vollzogen. Genaue Zählungen konnten bei der dichten Lagerung der Chromosomen hier nicht vorgenommen werden, da nur Seitenansichten in den Präparaten vorhanden waren. Aus dem gleichen Grunde mußte auf eine Zeichnung verzichtet werden. Anaphasen der ersten Teilung wurden nicht beobachtet.

Im umgebenden Zytoplasma finden während dieser Teilungsvorgänge Veränderungen statt, auf die ich mit wenigen Worten eingehen möchte. Bei Kernen, die sich im diakineseartigen Stadium befinden, erscheint an zwei entgegengesetzten Punkten, den Polen der künftigen Spindel, das Plasma dichter und homogener, während es sonst die

netzähnliche Struktur beibehält. Diese polaren Plasmaballungen, die auch bei der zweiten Teilung zu beobachten sind, vergrößern sich noch, bis die Kernmembran aufgelöst ist. (Tafelabb. 15). Auch Nienburg bildet diese Plasmaverdichtungen ab. Svedelius (1911) gibt sie für *Delesseria sanguinea* an. Diese Erscheinung könnte vielleicht eine Erklärung finden durch die Bělař'sche Stemmtheorie (Bělař 1927). Die Plasmaballen würden demnach als Widerlager für den Stemmkörper aufzufassen sein.

Nach einem kurzen Ruhestadium der Tochterkerne beginnt die zweite Teilung. Die Prophasen des zweiten Teilungsschrittes müssen von sehr kurzer Dauer sein, denn in den Präparaten waren nur Anaphasen und einige Telophasen. Die Spindelachsen stehen nicht immer senkrecht zueinander, sondern nehmen verschiedene Lagen ein. Manchmal verlaufen sie sogar fast parallel. Abb. 12 zeigt eine Reihe von beginnenden Anaphasen des zweiten Teilungsschrittes. Das Vorauseilen einzelner Chromosomen scheint hier die Regel zu sein. Betrachtet man die Chromosomen genauer, so fällt auf, daß je zwei durch einen feinen Strang miteinander in Verbindung zu stehen scheinen. Die in Abb. 12b, c gezeichneten Anaphasen zeigen wohl am deutlichsten, daß ein Paar entstanden ist aus einem einzigen univalenten Chromosom. Nähert sich solch ein Paar dem Spindelpole (Abb. 12a, b), so verkürzt sich der Strang früher oder später. Ich möchte es für wahrscheinlich halten, daß schließlich dies Chromosomenpaar zu einem einzigen Chromosom verschmilzt. Abb. 12b zeigt einige stark genäherte Chromosomen, das Paar nimmt biskuitförmige Gestalt an. In der anderen Anaphase (Abb. 12a) liegt am unteren Pole ein Paar und daneben ein einzelnes Chromosom, das ungefähr doppelt so groß ist wie ein einzelnes von dem Paarchromosom.

Nun könnte dieser Auffassung entgegengehalten werden, daß hier die Spindelfasern eine Verbindung zwischen zwei Chromosomen vortäuschen; dieser Einwand erhielte noch eine Stütze durch meine eigenen Zeichnungen, in denen die Verbindung in Metaphasestellung meist nicht vorhanden ist. Daß es sich aber nicht um Spindelfasern handelt, dürfte aus Abb. 12d hervorgehen. Nach dem unteren Pole wandert ein Paar, dessen Verbindungsfaden die Spindelfasern schneidet. Dieser Fall ist natürlich eine Ausnahme, denn es entspricht der Mechanik der Kernteilung, daß sich die Paare während ihrer Wanderung parallel zu den Spindelfasern einstellen. Die Verbindung tritt hier allerdings nur wenig hervor. In der Zeichnung ließen sich diese feinen Unterschiede schwer naturgetreu wiedergeben.

In den Seitenansichten der beginnenden Anaphasen wurden 21—23 Paare gezählt, in den Polansichten 23—25 Paare. Die Meta- und Anaphasen in Polansicht sind oft noch schwieriger zu analysieren als die in Seitenansicht, da der obere polare Plasmaballen die Platte sehr verdunkelt. Die paarige Anordnung tritt trotzdem auch hier deutlich hervor.

Leider wurden nur in einer einzigen Monospore zwei spätere Anaphasen beobachtet (Abb. 12e, f). Die Platten enthalten ungefähr 12 (bis 14) Chromosomen. (Zu allen Zählungen wurde Zeiß Apochromat 120 [num. Ap. 1,3] und Okulare K 10 × und K 15 × verwendet und mit Binokular gearbeitet).

Nach beendeter Teilung liegen die vier Kerne ziemlich weit voneinander entfernt. Sie nehmen bald an Größe zu und wandern in der reifenden Monospore zur Mitte (Abb. 13a, b).

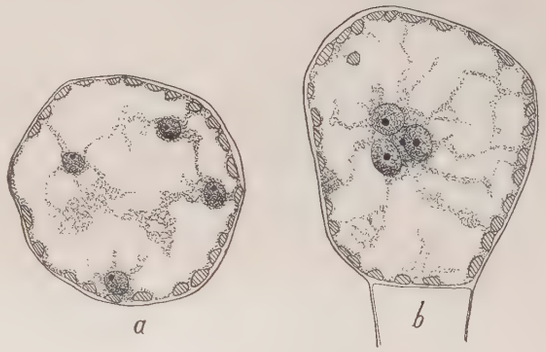


Abb. 13.
Haplospora. a) Monosporangium kurz nach der zweiten Teilung. b) Reife Monospore. Vergr. 760mal.

5. Versuch einer Deutung der zytologischen Befunde.

Es erhebt sich nun die Frage: Kann durch diese neuen Beobachtungen Nienburgs Annahme, daß beim ersten Teilungsschritt die Reduktion der Chromosomenzahl stattfinde, bestätigt werden? Nienburg kam zu einer anderen Zahl (auf Grund zweier Stadien), nämlich 28—30 haploid. Dieser Zahl entspricht bei mir 21—24 (im diakineseartigen Stadium 26?). Um die folgenden Auseinandersetzungen übersichtlich zu gestalten, werde ich als approximative Zahl 24 wählen.

Fassen wir die 24 paarigen Gebilde in dem diakineseartigen Stadium als Gemini auf, was nach unseren bisherigen Kenntnissen von der typischen Reduktionsteilung zu erwarten ist, so wäre die Haploidzahl 24. In der ersten Teilung wandern demnach homologe univalente Chromosomen zu entgegengesetzten Polen. Die Reduktion ist damit vollzogen.

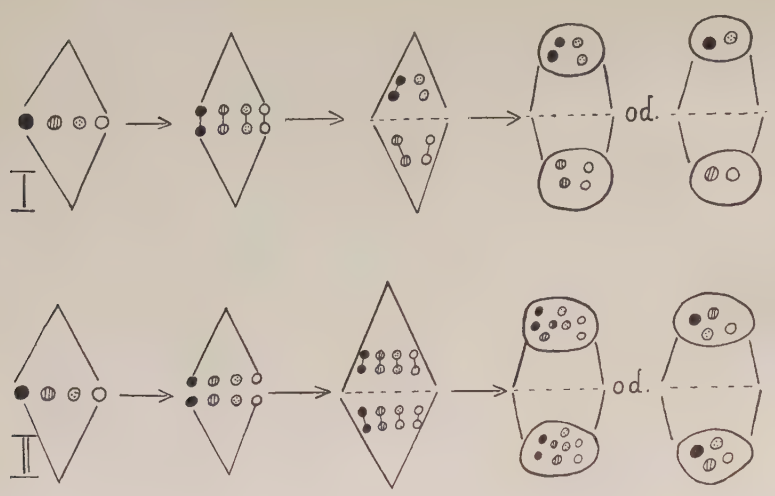


Abb. 14.

Haplospora. Erläuterung der Schemata im Text. An Stelle der 24 Chromosomen sind hier nur 4 eingezeichnet.

Die zweite Teilung müßte nun eine einfache homöotype Teilung sein. Es wandern aber jetzt nicht Einzelchromosomen, hervorgegangen durch Spaltung aus univalenten, zu den Polen, sondern auf gleiche Weise entstandene Paare. In diesem Falle (s. Schema I, Abb. 14) werden, entgegen den sonstigen Befunden, die univalenten Chromosomen auf verschiedene Pole verteilt. Daran ändert die frühzeitig einsetzende Spaltung, die zu einer vollständigen Trennung führen kann, grundsätzlich nichts. Es wanderten zu den Polen je 12 Paare. Das würde bedeuten, daß eine zweite Reduktion der Chromosomenzahl stattfände.

Es wurde schon betont, daß die Verbindungsfäden zwischen beiden Spaltprodukten gerade in der Metaphase manchmal schwer festzustellen sind. Daraus könnte man schließen, daß sich die beiden Hälften eines Chromosoms doch vollkommen voneinander trennen (Schema II, Abb. 14) und auf dem Wege zum Pol sich erneut für die zweite Teilung spalten. Demnach müßten 2×24 Paare die Polwanderung antreten. Dem widerspricht aber, daß in der späten Anaphase in jeder Platte nur 12 Chromosomen gezählt wurden. Dieser Befund läßt sich mit der ersten Auffassung (Schema I) leicht in Einklang bringen. Die Paarlinge sind eben zu dem Chromosom wieder verschmolzen, aus dem sie hervorgegangen sind. Die Zahl 12 kann nach der zweiten Auffassung (Schema II) nicht erhalten werden, auch wenn man ein Verschmelzen der Paarlinge hier annimmt. Je 24 Einzelchromosomen wanderten an Stelle von 24 Paaren zu den Polen.

In jedem Falle lassen sich die Bilder der zweiten Teilung nicht mit der Annahme vereinbaren, daß in der Diakinese 24 Gemini vorhanden sind. Dagegen werden alle Stadien verständlich, wenn wir die 24 paarigen Bildungen der Diakinese als gespaltene univalente Chromosomen auffassen. *Pylaiella* hat ja gelehrt, daß die feste Bindung der homologen Chromosomen zu Gemini unterbleiben kann. In diesem Falle wäre also die Haploidzahl nicht 24, sondern 12. Bei der ersten Teilung fände also keine Reduktion statt, es wäre eine einfache somatische Teilung. Die zweite Teilung würde dann zur Reduktion führen, denn hier wandern Paare, entstanden durch Spaltung der univalenten Chromosomen, zu den Polen. Wie es nun erreicht wird, daß die homologen Chromosomenpaare zu den entgegengesetzten Polen gelangen, ist aus den Bildern nicht zu ersehen. Wahrscheinlich tritt hier eine Paarung der homologen Chromosomenpaare ein, die bei der dichten Lagerung der Chromosomen nicht klar hervortritt. Unverständlich bleibt es, weshalb in Metaphasestellung eine so starke gegenseitige Abstoßung der Hälften eines Chromosoms stattfindet, da doch diese Spaltung erst in der folgenden Teilung, also bei der Keimung zur Auswirkung kommt.

Daß bei *Haplospora* die Chromosomenreduktion erst im zweiten Teilungsschritt vollzogen werde, wäre ein bei den Algen seltener Fall. Pascher (1916) erhielt bei der Kreuzung zweier *Chlamydomonasarten* aus den Heterozygoten 4 morphologisch verschiedene Gruppen, woraus auf die Reduktion bei der zweiten Teilung geschlossen werden könnte. Sichergestellt ist dies jedoch auch noch nicht. Eine Reduktion beim zweiten Teilungsschritt ist erwiesen für einige Pilze: *Hypholoma fasciculare* und *Collybia velutipes* (Funke 1924), *Coprinus fimentarius* (Hanna 1925, Brunswik 1926, Newton 1926). In seltenen Fällen trifft es auch zu für *Sphaerocarpus Donnelli* (Allen 1927). So kann also auch der zweiten Teilung ein heterotypischer Charakter zukommen. Bei *Haplospora* lassen sich die tatsächlich beobachteten Stadien vorläufig nicht anders erklären. Diese hypothetische Deutung müßte durch die fehlenden Stadien, die leider ungemein schwer zu bekommen sind, ergänzt werden.

Es lassen sich auch Einwände gegen das Auftreten einer Reduktionsteilung im Monosporangium der Helgoländer *Haplospora* erheben. Erstens ist eine typische Diakinese noch nicht beobachtet worden. Das lockere Diakinesestadium, wie wir es bei *Pylaiella* haben, wird nicht klar ausgebildet. Zweitens spricht gegen Reduktion das Vorhandensein von 24 Paaren in der ersten wie auch in der zweiten Teilung. Und drittens ist die Geschlechtsgeneration, die *Scaphospora*, in Helgoland noch nie gefunden worden. Unter der Voraussetzung, daß es sich nicht um 24 Gemini, sondern um 24 gespaltene univalente Chromosomen handelt, kann, wie oben auseinandergesetzt wurde, eine Reduktion während des ersten Teilungsschrittes nicht stattgefunden haben. Nehmen wir weiterhin an, daß auch in der zweiten Teilung eine Reduktion unterbliebe, so können allerdings die vorliegenden Bilder nicht recht gedeutet werden. Das

schließt aber, wie ich hervorheben möchte, nicht aus, daß weitere Untersuchungen das Fehlen einer Reduktionsteilung überhaupt sicherstellen können.

Es wäre verfrüht, schon jetzt eine Entscheidung zu treffen. Immerhin hat die Annahme, die Reduktion finde beim zweiten Teilungsschritt statt, nach den bisherigen Feststellungen wohl die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Wir würden der Lösung des Problems bedeutend näher kommen, wenn zum Vergleich *Haplospora* von Standorten, wo sie gemeinsam mit *Scaphospora* vorkommt, eingehend zytologisch untersucht würde.

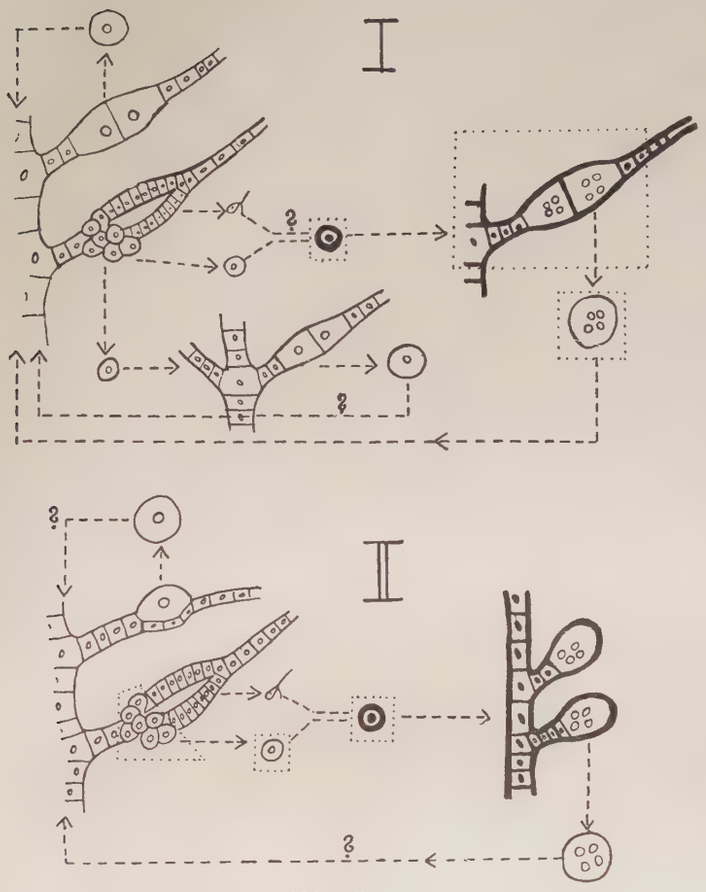


Abb. 15.

Schematische Darstellung des hypothetischen Entwicklungsganges von *Tilopteris* (I) und *Haplospora* (II).

IV. Hypothetischer Entwicklungsgang der Tilopterideen.

Zum Schluß möchte ich an Hand zweier Schemata (Abb. 15) den Entwicklungsgang der Tilopterideen schildern. Das erste Schema bezieht sich auf *Tilopteris Mertensii*. Die haploiden Pflanzen sind mit dünnen Konturen gezeichnet, ebenso die vier aus der Reduktionsteilung hervorgegangenen haploiden Kerne, die Diplophase mit dicken Konturen. Alles das, was durch punktierte Linien eingerahmt ist, ist bisher von mir noch nicht beobachtet worden.

Die Helgoländer *Tilopteris*, die ich als Haplonten anspreche, besitzt einkernige Monosporen, aus denen wieder Pflanzen mit einkernigen Monosporen hervorgehen. Außer diesen Monosporen besitzen die Pflanzen häufig plurilokuläre Behälter mit kleinen und großen Zellen. Aus den ersteren schlüpfen zweigeißlige Spermatozoiden(?), aus den letzteren treten die Eier (?) aus. Die Weiterentwicklung ist hypothetisch. Die Spermatozoiden müßten die Eier befruchten, und aus der Zygote entstände eine *Tilopteris*, in deren Monosporangien die Reduktionsteilung stattfände. Die auf diese Weise zustandegekommenen vierkernigen Monosporen müßten sich zu den haploiden Geschlechtspflanzen weiterentwickeln. Außerdem kommt (vorausgesetzt, daß unsere Annahme richtig ist), generative Parthenogenesis vor. Die Eier entwickeln sich ohne Befruchtung zu schmächtigen *Tilopteris*pflänzchen, die mit Monosporen, die normal keimen, fruktifizieren. Da die vierkernigen Monosporen zu fehlen scheinen, muß angenommen werden, daß ein regelmäßiger Generationswechsel heute wohl nicht mehr verwirklicht wird und die ganze Entwicklung in der Haplophase verläuft.

Das zweite Schema gibt den mutmaßlichen Generationswechsel von *Haplospora-Scaphospora* wieder, der dem von *Tilopteris* entspricht. In der Ostsee und im Kanal treten ja *Haplospora globosa* und *Scaphospora speciosa* nebeneinander auf, *Scaphospora* ist aber in der Gegenwart immer seltener als die erstere. Unser Schema setzt voraus, daß *Haplospora* und *Scaphospora* wirklich dem gleichen Entwicklungskreise angehören, daß also *Scaphospora* die Geschlechtsform der *Haplospora* ist. *Scaphospora* besitzt plurilokuläre Behälter. Bisher sind nur kleinzellige beobachtet worden, es ist aber sehr wahrscheinlich, daß bei systematischem Absuchen der verschiedenen Standorte auch bei *Scaphospora* die großzelligen Behälter gefunden werden. Die Schwärmer aus den kleinen Zellen würden dann die Eier (aus den großzelligen plurilokulären Behältern) befruchten. Aus den befruchteten Eiern würde sich *Haplospora* entwickeln. Durch die Reduktionsteilung in den Monosporangien würde die Haplophase wiederhergestellt werden. Aus der 4-kernigen *Haplospora*-Monospore würde demnach eine *Scaphospora* hervorgehen. In Kultur konnte die Entwicklung der Monospore bis zur fruktifizierenden Pflanze noch nie verfolgt werden. Die einkernigen Monosporen stellten wie bei *Tilopteris* nur eine Nebenfruchtform dar. Es wäre wichtig, nachzuprüfen, ob die *Scaphospora*-Monosporen sich wirklich nicht weiterentwickeln und zugrunde gehen, wie Reinke es angibt.

Ob heute überhaupt noch solch ein regelmäßiger Generationswechsel stattfindet, ist sehr zweifelhaft; auch dann noch, wenn es gelingen sollte, die großen Zellen der plurilokulären Behälter mit den mutmaßlichen Eiern festzustellen.

Findet nun bei *Tilopteris* und *Haplospora* wirklich keine Befruchtung mehr statt, so wären die Antheridien funktionslos geworden. Ob dies tatsächlich der Fall ist, scheint mir noch sehr zweifelhaft. Die Antheridien von *Tilopteris (Scaphospora* habe ich nicht untersucht) stehen oft in großer Zahl beieinander und entlassen die Spermatozoiden völlig normal. Diese bleiben eine Zeitlang in Bewegung, setzen sich dann fest und runden sich ab. Sie blieben 4 Tage lang am Leben. Durch diese Beobachtung wird die Vermutung nahegelegt, daß sie vielleicht auch heute nicht ganz bedeutungslos sind.

Eine andere Frage ist meiner Meinung nach ebenfalls noch nicht ganz geklärt: Ist *Scaphospora* tatsächlich die Geschlechtsform der *Haplospora?* Durch den Fund von Brebner (an einer Pflanze Antheridien, 1- und 4-kernige Monosporen) schien es bewiesen zu sein. Es könnte sich jedoch auch hier wie vielleicht bei Reinkes Fund an *Tilopteris* um eine vorzeitige Keimung handeln. Auf die Stellung der Sporangien kann kein großer Wert gelegt werden, da sie unter Umständen sehr variieren kann. So bildet *Haplospora* unter ungünstigen Bedingungen interkalare Monosporangien, die denen der *Tilopteris* gleichen, und es ist wohl möglich, daß sich die Endzellen kleiner Seitenzweige der *Scaphospora* unter geeigneten Bedingungen zu Monosporangien entwickeln können. Angenommen, *Haplospora* und *Scaphospora* gehören nicht zusammen. Von *Haplospora* würde dann nur die Diplophase bekannt sein, von *Scaphospora* nur die Haplophase (wie bei *Tilopteris!).* Diese Frage kann nur durch zytologische Untersuchungen und Kulturversuche gelöst werden.

e) *Halarachnion ligulatum* Kütz.

Von *Halarachnion ligulatum* sind gegenwärtig nur Geschlechtspflanzen bekannt. Bei *Halarachnion floridanum* (J. Ag.) De-Toni kennt man dagegen außer den Geschlechtspflanzen auch Tetrasporenpflanzen. In der Literatur gibt es eine einzige Angabe über Tetrasporen bei *Halarachnion ligulatum* Kütz., die vermutlich bisher übersehen wurde. Zanardini (1860) erwähnt für *Halymenia ligulata* (Woodw.) C. Ag. (Syn. *Halarachnion lig.* Kütz.) kreuzweise geteilte Tetrasporangien. Die Tetrasporenpflanzen zeigen den gleichen Habitus wie die Karposporenpflanzen und könnten nicht übersehen werden, wenn sie auch in Helgoland existierten. Aber nicht nur bei Helgoland, sondern auch an allen anderen Standorten von *Halarachnion ligulatum,* die zur Zeit bekannt sind, sind Tetrasporen nicht gefunden worden.

In Helgoland ist *Halarachnion ligulatum* eine häufige Alge im Nordhafen, wo sie in einer Tiefe von 4—10 m besonders auf *Lithothamnion Sonderi* und *L. polymorphum* vorkommt, deren Krusten die Geröllsteine oft ganz überziehen. Im Juli erscheinen die ersten Keimpflanzen, im August-September erreicht die Alge den Höhepunkt ihrer Entwicklung, bei den ersten Herbststürmen im Oktober wird sie losgerissen und verschwindet auf diese Weise ganz plötzlich. In welcher Form sie Winter und Frühjahr überdauert, ist unbekannt.

Alle untersuchten Pflanzen waren weiblich, Antheridien wurden nicht beobachtet; sie sind wahrscheinlich nur übersehen worden. Schon Buffham (1893), der auch Antheridien abbildet, erwähnt, daß sie besonders an frischem Material leicht zu übersehen sind, da sie aus den Oberflächenzellen des Thallus entstehen. Das Vorkommen der männlichen Geschlechtsorgane ist für Helgoland erwiesen. Im Helgoländer Algenherbar befindet sich ein Exemplar mit Antheridien, das dort im Juli gefunden wurde.

Der rein vegetative Aufbau des Thallus, die Entwicklung der Karpogonäste und Entstehung der Gonimoblasten ist uns durch die Untersuchungen von Kützing (1843), Bornet und Thuret (1876) und Berthold (1884) bekannt. Ich verweise besonders auf die entwicklungsgeschichtlichen Florideenstudien von Kylin (1928), der eine Zusammenfassung nebst einigen Ergänzungen gibt.

Was uns an *Halarachnion* besonders interessiert, ist, daß wir es hier mit einer Gattung zu tun haben, in der neben einer Art, die Zystokarpe und Tetrasporen aufweist, eine zweite existiert, von der nur Geschlechtspflanzen bekannt sind. Kulturversuche, die vielleicht über diese Frage Auskunft geben könnten, liegen noch nicht vor, ebenfalls keine zytologischen Untersuchungen.

Zweimal wurde in Helgoland Material fixiert, da aber keine Mitosen vorhanden waren, mußte vorläufig auf eine zytologische Untersuchung verzichtet werden.

Kulturen wurden im September 1928 in Berlin angesetzt. Die Algen mit reifen Karposporenhaufen sind in sterilem Wasser in einem Präparatenglase von Helgoland hierhertransportiert worden. Über die Kulturmethode wurde im allgemeinen Teil berichtet.

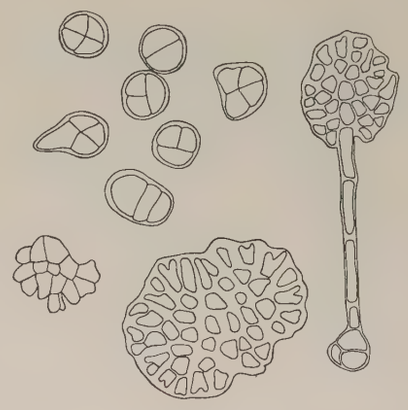


Abb. 16.
Halarachnion ligulatum. Karposporenkeimlinge.
Vergr. 432mal.

Berthold, der schon Keimpflanzen beschrieb, bildet nur eine ältere Haftscheibe ab. In Abb. 16 sind auch junge Keimungsstadien dargestellt. Die Spore teilt sich im allgemeinen zunächst in zwei Zellen. Meist senkrecht zur ersten Zellwand, selten parallel werden die folgenden beiden angelegt. So entsteht ein vierzelliger Körper. In der Regel bildet sich primär die Haftscheibe aus. Manchmal aber entwickelt sich abweichend von diesem Normaltypus zuerst ein einfacher monosiphoner Zellfaden, der sich auch verzweigen kann, wodurch die junge Keimpflanze im Habitus fädigen Rhodophyceen, wie z. B. der Gattung *Rhodochorton* sehr ähnelt. Noch nach Monaten können sich dann am Ende solcher Fäden Haftscheiben ausbilden. Solch einen fädigen Thallus mit Haftscheibenbildung zeigt die Photographie Tafelabb. 16. Nicht immer verzweigen sich die Fäden. In Abb. 16 ist eine Keimpflanze gezeichnet, die schon am Ende eines vierzelligen Fadens eine Haftscheibe entwickelt hat. Berthold machte die gleiche Beobachtung, er schreibt: „Bei Halarachnion erhielt ich auch zuweilen in denselben Kulturen mit normalen Keimpflanzen zunächst einfache, gegliederte Fäden, an deren Enden sich später erst die Scheibe entwickelte." Wir haben hier dieselbe Erscheinung wie bei einigen Phaeophyceen, nur mit dem Unterschiede, daß bei *Halarachnion* der Normaltypus bei weitem überwiegt, während bei *Scytosiphon Lomentaria* und *Ectocarpus repens* die normale Keimungsart nur selten in Kultur auftritt.

Entgegen allen Erwartungen wuchsen die Keimlinge zu fruktifizierenden Pflänzchen heran. Aus der Sohle entwickelte sich ein kleiner aufrechter, beinahe kugliger Zellkörper von ungefähr ½ mm Höhe. Der Thallus besitzt außen eine Rindenschicht und im Innern Markgewebe, das sich aus langgestreckten Zellen zusammensetzt. Am 14. Februar 1929 fruktifizierte die erste Pflanze, 12 Sporen waren ausgetreten, die bis auf zwei alle keimten. Die Aufnahme dieser Pflanze mit den Keimlingen gibt Tafelabb. 17 wieder. In einer anderen Kultur waren 4 Sporen ausgetreten, bei einer dritten 16. Dies legte die Vermutung nahe, daß es sich um Tetrasporen handeln könnte.

Abb. 17.
Tetrasporen, a) von *Halarachnion ligulatum*, b) von *Halarachnion floridanum* bei gleicher Vergrößerung.
Vergr. ca. 450mal.

Die genauere Untersuchung gestaltete sich recht schwierig, da nur wenig fruktifizierendes Material vorhanden war. Es wurden zunächst Quetschpräparate angefertigt. Die kleinen Pflanzen kamen nach der Fixierung in Glycerin, und durch Druck auf das Deckglas wurde der Zellverband gelockert. In einem solchen Präparat fand ich dann schließlich die vermuteten Tetrasporen (Abb. 17a). Die Tetrasporangien sind quergeteilt, während sie bei *Halarachnion floridanum* kreuzweise geteilt sind (Abb. 17b).

Daß wir hier bei zwei Arten einer Gattung verschiedene Teilungsmodi im Tetrasporangium antreffen, darf uns nicht wundern. Wir brauchen nur daran zu denken, daß auch bei ein und derselben Art Übergänge von quergeteilten zu kreuzweise geteilten Tetrasporangien beobachtet wurden, z. B. bei *Gloiopeltis furcata* (Sjöstedt 1926).

Vergleichen wir die Größe der Tetrasporangien bei beiden Arten miteinander, so finden wir, daß sie im umgekehrten Verhältnis steht zur Größe der Sporophyten. Der Zwergsporophyt von *Halarachnion ligulatum* besitzt größere Sporangien als der normal gestaltete Tetrasporophyt von *Halarachnion floridanum*.

Die Weiterentwicklung der Tetrasporen zu fruktifizierenden Pflanzen konnte bisher nicht verfolgt werden. Wie die Karposporen bilden sie meist primär Haftscheiben aus (Tafelabb. 18). Ein aufrechter Thallus hat sich in keinem Falle entwickelt. Im Februar 1930 gingen die Tetrasporenkeimlinge leider zugrunde.

Aus dem Kulturversuch können wir nicht folgern, daß auch in der Natur solche Zwergsporophyten vorkommen; es scheint aber damit bewiesen zu sein, daß ein Tetrasporophyt auch im Freien existiert. Ich habe das Dredschmaterial wiederholt daraufhin untersucht, aber nie Sporophyten gefunden. Da *Halarachnion* besonders auf den Krusten von *Lithothamnion* wächst, ist es möglich, daß die kleinen Pflanzen übersehen wurden, weil sie sich in der Farbe kaum von *Lithothamnion* unterscheiden und in der rauhen Kruste gut verborgen sind. Als Stütze für das Kulturergebnis ist eine zytologische Untersuchung der Geschlechtspflanzen sowie der Zwergsporophyten erwünscht.

f) *Ceramium Deslongchampii* Chauv.

Von *Ceramium*-Arten, die zu den am weitesten verbreiteten Rotalgen gehören, liegen fast keine zytologischen Untersuchungen vor. Erstens ist der Grund hierfür wohl darin zu suchen, daß bei *Ceramium* die gebräuchlichen

Fixierungs- und Färbemethoden versagen, und zweitens, weil von den meisten Arten sowohl Tetrasporenpflanzen als auch Geschlechtspflanzen bekannt sind. Sie weisen also einen regelmäßigen Generationswechsel auf. Anders verhält es sich mit *Ceramium Deslongchampii.* Von dieser Art kannte man bisher keine Geschlechtspflanzen, sondern außer den Tetrasporen nur noch Parasporen. Parasporen und Tetrasporen kommen häufig gemeinsam auf einer Pflanze vor. Auf Geschlechtspflanzen wurden Parasporen noch nie beobachtet. Rosenvinge (1923—24) gibt eine Abbildung eines Parasporenhaufens von *Ceramium Deslongchampii.* Bei Harvey (1846—51) findet sich ein Bild einer Pflanze mit Tetrasporen und Parasporen. Während meistens beide Sporenarten gemeinsam vorkommen, sind in Holland nur Parasporen bekannt (van Goor 1924), bei Helgoland dagegen fehlen die letzteren vollkommen. Auch in der Literatur finden sich nirgends Angaben über Parasporenfunde in Helgoland, im Helgoländer Algenherbar ist kein Exemplar mit Parasporen.

Im Juli 1927 fand ich im U-Boot-Hafen einige jüngere Pflanzen anscheinend mit echten Zystokarpien. Der Beweis, daß es sich hier wirklich um Geschlechtspflanzen handelt, soll im Folgenden noch erbracht werden.

Bei Helgoland kommt außer *Ceramium Deslongchampii* nur noch *Cer. rubrum* vor; letzteres ist weitaus häufiger und viel üppiger entwickelt. Während *Cer. rubrum* die sublitorale Region bevorzugt, wächst *Cer. Deslongchampii* fast ausschließlich in der Litoralzone. An der Hafenmauer kommt dieser Unterschied sehr gut zum Ausdruck. Nur in einem ganz schmalen Streifen wachsen beide Arten durcheinander. *Cer. Deslongchampii* wird dort von *Cer. rubrum* sehr zurückgedrängt. *Cer. Deslongchampii* ist oft starker Besonnung ausgesetzt, besonders auf den Klippen von Nadhurn und den Dünenklippen.

Nach einigen kurzen Bemerkungen über die Entwicklung der Tetrasporen möchte ich zuerst ausführlicher auf die zytologischen Verhältnisse in den Tetrasporangien eingehen, die für die Frage, ob es sich in Helgoland wirklich um echte Zystokarpien handelt, eine wesentliche Rolle spielen.

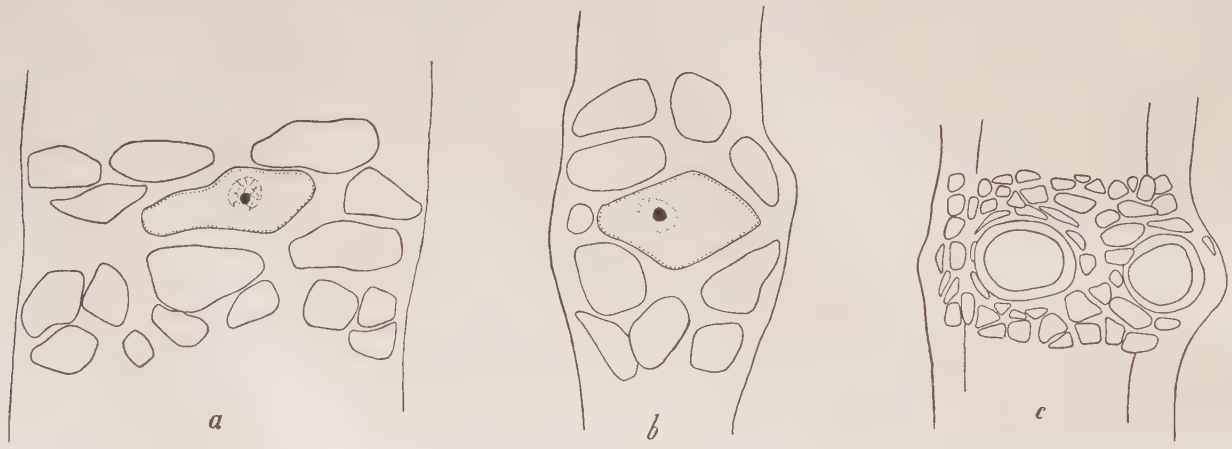


Abb. 18.

Ceramium Deslongchampii. Tetrasporangienanlagen.
Vergr. a) und b) 650mal; c) 250mal.

Schon in den jungen Rindengürteln heben sich die Zellen, die sich zu Tetrasporenmutterzellen entwickeln, deutlich ab (Abb. 18 a, b). Sie zeichnen sich gegenüber den anderen Rindenzellen aus durch dichteren plasmatischen Inhalt, der besonders an gefärbtem Material gut hervortritt. Während die anderen Zellen weitere Teilungen eingehen (Abb. 18c), wächst die Sporangialmutterzelle heran, der Kern nimmt an Größe stark zu und tritt zeitig in das Prophasestadium ein (Abb. 19a). Jeder Rindengürtel kann ringsum Tetrasporen bilden. Der in Abb. 18c wiedergegebene Gürtel besitzt 4 Tetrasporenmutterzellen, zwei von ihnen sind nur sichtbar. Die kleinen Rindenzellen werden von den Sporangialmutterzellen beiseite gedrängt. Sie wölben sich häufig noch etwas über die Tetrasporenanlage.

Der Ruhekern der jungen Tetrasporenmutterzelle besitzt dieselbe Struktur, wie sie bei verschiedenen Florideen schon beschrieben wurde (Yamanouchi [1906] bei *Polysiphonia;* Schiller [1901] bei *Antithamnion;* Svedelius [1911] bei *Delesseria).* Ein feines Netzwerk durchzieht den ganzen Kern, in der Mitte liegt ein großer Nukleolus, der sich nach der Fixierung mit der oben angegebenen alkoholischen Pikrinessigsäurelösung mit Hämalaun intensiv färbt. Während der frühen Prophase treten in den Maschenknoten einzelne Chromatinkörner besonders scharf hervor (Abb. 19a).

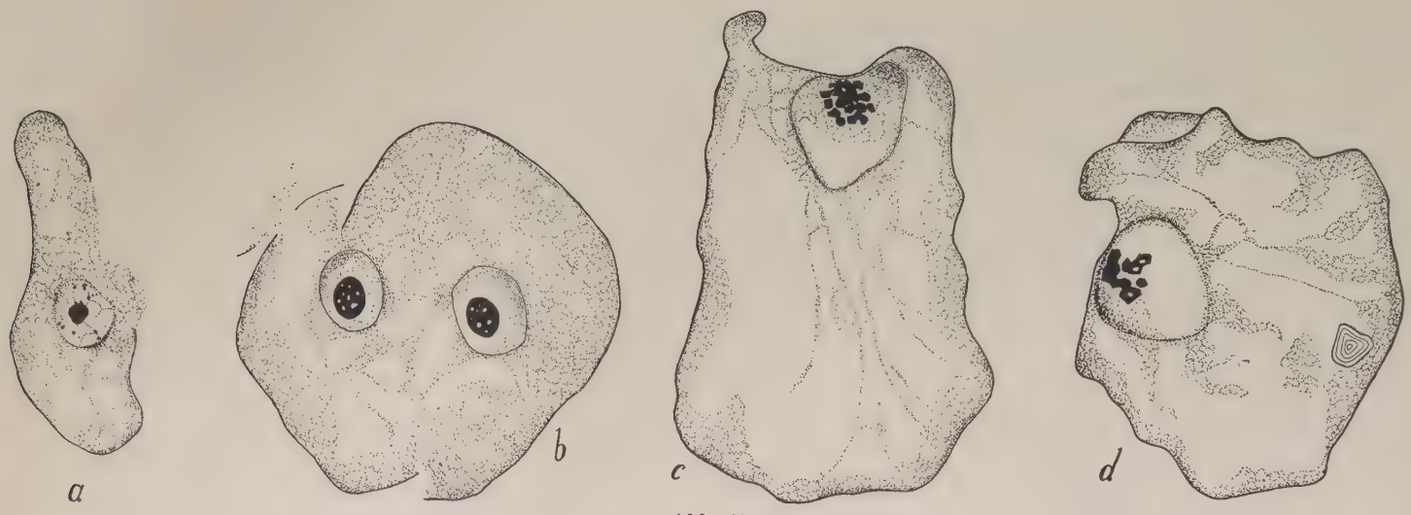


Abb. 19.

Ceramium Deslongchampii. Tetrasporenmutterzellen a) Kern in früher Prophase, b) Zweikernstadium, c) und d) Kern in Synapsis. Vergr. 1300mal.

Stadien zwischen der frühen Prophase und der in Abb. 19 c und d wiedergegebenen Synapsis fehlen in den Präparaten. Über das Vorkommen oder Fehlen eines Spirems kann daher nichts ausgesagt werden. Der Synapsiskern ist immer seitlich gelagert, und zwar liegt er an der Wand, die an die Zentralzelle grenzt. Das Plasma in der Tetrasporenmutterzelle besitzt zu dieser Zeit große Vakuolen. Was den Kern anbetrifft, so liegen in ihm die viereckigen, fast quadratischen Chromatinkörper seitlich (Abb. 19c). Die Zahl der Chromatinkörper konnte nicht genau ermittelt werden. Der Kern in Abb. 19d ist angeschnitten, zeigt aber deutlich ein etwas anderes Bild. In ihm befinden sich zum Teil größere, ebenfalls scharfkantige Chromatingebilde, die in der Mitte einen hellen Fleck erkennen lassen. In beiden Kernen weist das Plasma eine große Vakuole auf, und der Nukleolus, der später wieder deutlich hervortritt, ist hier nicht zu erkennen und in anderen ähnlichen Stadien nur ganz schwach gefärbt. Bilder, die den Übergang der synaptisch gelagerten Chromatinelemente ins Diakinesestadium zeigen, wurden nicht beobachtet.

Die Diakinese ist typisch ausgebildet (Abb. 20 a, b). Der Kernraum ist angefüllt mit fast homogen gefärbtem Protoplasma, der Nukleolus färbt sich sehr stark, ist aber manchmal schon aufgelöst. Die 20 Gemini liegen zum größten Teil an der Peripherie des Kernes. An einzelnen ist die Paarigkeit deutlich zu erkennen. Die Lage des Kernes hat sich verändert. Er befindet sich nicht mehr seitlich in der Sporangialmutterzelle, sondern in der Mitte.

In zwei Zellen (Abb. 19d, 20a) ist ein Kristall von eiweißartiger Natur. Eiweißkristalle treten auch in den kleinen Rindenzellen und in den Zentralzellen auf. Es ist möglich, daß es sich zum Teil um die Eiweißkomponente des Phycoerythrins handelt.

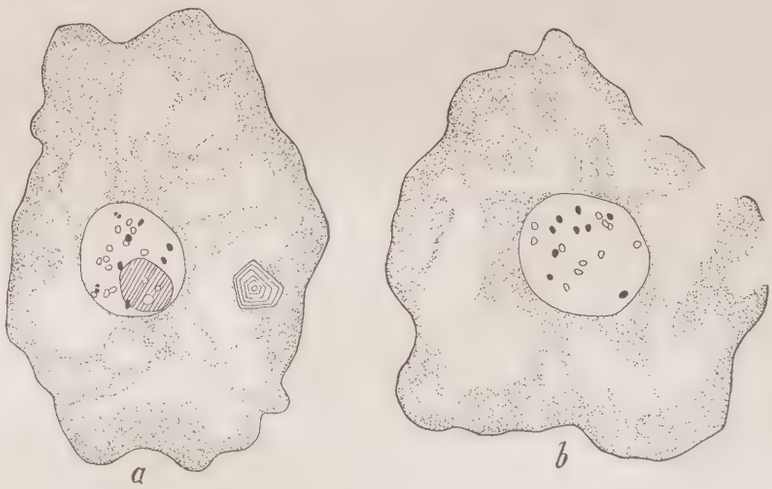


Abb. 20.

Ceramium Deslongchampii. Tetrasporenmutterzellen, Kern in Diakinese. Vergr. 1300mal.

Die weiteren Stadien der heterotypen Teilung können wegen der ungünstigen Lage der wenigen Meta- und Anaphasen nicht geschildert werden. Es kommt zur Ausbildung von zwei Ruhekernen, bevor die zweite Teilung einsetzt (Abb. 19b). Diese Ruhekerne haben keine netzförmige Struktur, sie sind fast homogen. Die Nukleoli sind intensiv gefärbt und besitzen einzelne kleine Vakuolen. Das Plasma der Sporangialmutterzelle, das besonders während der Synapsis stark vakuolisiert war, füllt jetzt beinahe die ganze Zelle wieder aus.

Die Achsen der homöotypen Spindeln stehen senkrecht zueinander. Sobald die vier Ruhekerne gebildet werden, setzt die Einschnürung des Plasmas ein.

Vergleichen wir zunächst die soeben geschilderten Verhältnisse mit den Beobachtungen an anderen Florideen. Spirem ist mit Sicherheit festgestellt für *Polysiphonia violacea* (Yamanouchi 1906), *Nitophyllum punctatum* (Svedelius 1914), *Rhodomela virgata* (Kylin 1914), *Delesseria sinuosa* (Kylin 1914, Bem. S. 65), *Griffithsia corallina* (Kylin 1916); nicht nachgewiesen ist es bei *Griffithsia bornetiana* (Lewis 1909) und *Delesseria sanguinea* (Svedelius 1911). Zu letzteren zählt also auch *Ceramium Deslongchampii.* Wie ich bereits oben erwähnt habe, können wir, wenn kein Spirem beobachtet wurde, nicht ohne weiteres daraus auf das Fehlen dieses Stadiums schließen. Svedelius (1911) war zuerst der Ansicht, daß bei *Delesseria sanguinea* ein Spiremstadium nicht vorhanden sei. Nachdem er aber bei *Nitophyllum punctatum* (1914) ein deutliches Spirem beobachtet hat, glaubt er, daß auch bei *Delesseria* ein solches vorhanden sein könnte, denn „diese Spiremstadien nebst Übergängen zu den Diakinesen sind ja stets von äußerst kurzer Dauer und auch im übrigen von ziemlich delikater Natur." (Svedelius 1914). So zeigen Spirem und Synapsis oft eine große Empfindlichkeit gegenüber der Fixierungsflüssigkeit.

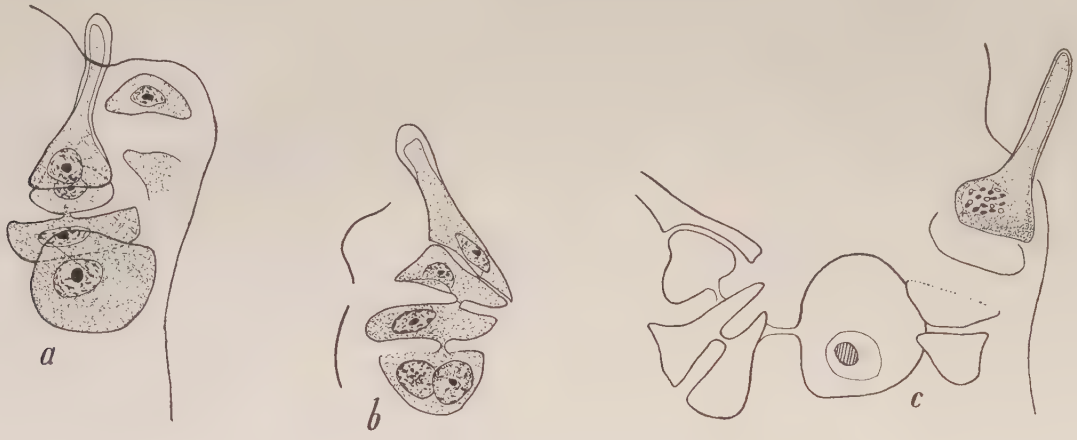


Abb. 21.
Ceramium Deslongchampii. Karpogonäste.
Vergr. 1300mal.

Die Synapsisstadien, wie sie in Abb. 21c und d dargestellt sind, wurden bisher nur für *Delesseria sanguinea* beschrieben (Svedelius 1911). Wie weit sie als Artefakte anzusprechen sind, läßt sich schwer entscheiden. Auf alle Fälle aber handelt es sich hier nicht um Verklumpungen von Diakinesen. Durch Messungen wurde festgestellt, daß der Kerndurchmesser im Diakinesestadium durchschnittlich größer ist als der Durchmesser dieser Synapsiskerne. Es handelt sich also sicher um Kerne, die noch nicht ins Diakinesestadium eingetreten sind. Während die Kerne in Diakinese in der Mitte der Zelle liegen, befinden sie sich während der Synapsis seitlich. Der plasmatische Inhalt der Kerne speichert den Farbstoff verschieden stark. Um die Frage zu entscheiden, ob wir hier bei *Ceramium Deslongchampii* und *Delesseria sanguinea* annähernd natürliche Kernbilder vor uns haben, müßten beide Algen nachuntersucht und auf verschiedene Weise fixiert und gefärbt werden. Mit Flemmings Gemisch und Chromessigsäure erzielte ich bei *Ceramium* sehr schlechte Resultate. Es ist aber möglich, daß sich noch eine für *Ceramium* bessere Methode als die hier angewandte finden läßt.

Welche Schwierigkeiten gerade die Gattung *Ceramium* bereitet, ist auch aus einer Arbeit von Petersen (1928) zu ersehen. Nach den Angaben von Petersen versagen die gebräuchlichen Fixierungsmittel, am besten fixiert wurde das Material *(Cer. rubrum)* in Sublimat-Osmiumsäure. Ich möchte hier nicht auf die recht merkwürdigen Ergebnisse dieser Arbeit eingehen. Daß die Reduktionsteilung im Tetrasporangium bei *Cer. rubrum* so wesentlich anders verläuft als bei *Cer. Deslongchampii,* ist nicht anzunehmen.

Nachdem wir das für die Reduktionsteilung charakteristische Stadium, die Diakinese, festgestellt haben, werde ich zunächst die Geschlechtspflanzen schildern. Denn es wäre verfrüht, allein aus dem Vorhandensein der Diakinese einen sicheren Schluß auf das Vorhandensein einer Reduktionsteilung zu ziehen. Auf Chromosomenzählungen bei den somatischen Teilungen der Tetrasporenpflanze und bei der homöotypen Teilung im Tetrasporangium mußte leider verzichtet werden.

Die Aufnahme (Tafelabb. 20) zeigt eine Geschlechtspflanze mit Zystokarpien. Sie sind umgeben von Hüllästen, die bei Parasporenhaufen fehlen. Man erkennt deutlich, daß der eine Gonimoblast aus drei Gonimoloben besteht.

An dieser Stelle möchte ich eine kurze Bemerkung einfügen über die Morphologie der Zentralzellen. In beiden Aufnahmen (Tafelabb. 19 und 20) fallen in den Achsenzellen besondere Stränge auf, die auch an lebenden Pflanzen gut zu erkennen sind. Sie befinden sich nicht nur an Geschlechtspflanzen, sondern auch an Tetrasporenpflanzen, und zwar besonders in den Zellen an der Spitze der Triebe, in den basal gelegenen fehlen sie. Bei *Cer. rubrum* sind die Stränge viel regelmäßiger und auch noch in ganz alten basalen Zentralzellen erhalten. Nähere Angaben in der Literatur über Art und Bedeutung dieser Stränge sind mir nicht bekannt. Petersen (1908) hat sie in dem Bild eines Mikrotomschnittes von *Cer. rubrum* eingezeichnet, Schiller (1913) bildet sie ab, aber nirgends werden die Bilder näher erläutert. In einer neueren Arbeit stellt Petersen (1928) sie wieder bei *Cer. rubrum* dar. Meistens dicht an dem einen Porus, in meinen Präparaten an dem basalen, liegt der langgestreckte Zellkern, außerdem befindet sich in dem Strang häufig noch ein ziemlich großer Eiweißkristall. Die Untersuchungen darüber sind noch nicht abgeschlossen.

An lebendem Material bereitet die Erkennung der Karpogonäste Schwierigkeiten. Die ersten Stadien der Haarbildung sehen Trichogynen so ähnlich, daß sie leicht verkannt werden können. Am besten ließ sich die Lage der Karpogonäste an Übersichtspräparaten verfolgen, die in Karminessigsäure gefärbt und in Glycerin-Gelatine eingebettet wurden. Die Verhältnisse liegen hier ebenso wie bei *Cer. rubrum* (Kylin 1923). An den Spitzen der Langtriebe, an der Konvexseite, entstehen die Prokarpien. Der Karpogonast ist 4-zellig. Die Tragzelle besitzt in der Regel nur einen Karpogonast wie bei *Cer. rubrum,* kann ausnahmsweise aber auch zwei entwickeln (Abb. 21c), wie verschiedene andere *Ceramium*-Arten (Janczewski 1877, Philipps 1897). In aufeinanderfolgenden Rindengürteln liegen die Karpogonäste abwechselnd rechts und links neben den Tragzellen.

Die Zellen des jungen Karpogonastes sind einkernig, später werden sie zweikernig (Abb. 21 a, b). Ein Trichogynkern konnte nicht nachgewiesen werden. In Abb. 21c ist ein Karpogon dargestellt mit dem Kern in Prophase. Wenn wir die (18) Chromatinelemente als Prochromosomen im Sinne Yamanouchis auffassen, so wäre damit der Haplontencharakter der Pflanze erwiesen. Weitere Teilungsstadien waren in dem Material nicht zu finden.

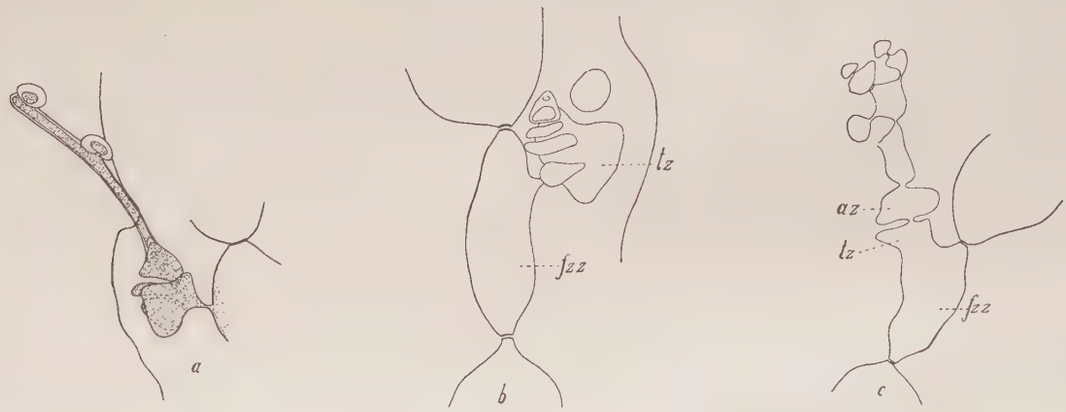


Abb. 22.
Ceramium Deslongchampii. Erklärung im Text.

Antheridien wurden nicht beobachtet. Welche Argumente können nun angeführt werden, daß hier Befruchtung stattfindet? Handelte es sich in Abb. 22a wirklich um Spermatien, die an einer Trichogyne haften, so wäre damit ein Beweis geliefert. Ich habe bereits erwähnt, daß Trichogynen und junge Haare leicht verwechselt werden können. Es ist also nötig, sich von der Anwesenheit des Karpogonastes zu überzeugen. Nun lassen sich in unserem Falle mit Sicherheit außer der Tragzelle nur 3 Zellen feststellen. Es besteht aber noch die Möglichkeit, daß eine Zelle verdeckt ist. Für die Annahme, daß es sich hier um Spermatien handelt, spricht folgende Tatsache: eine Plasmaverbindung ist bei beiden an der Trichogyne haftenden Zellen vorhanden. Oder sollte es sich um irgendwelche parasitierenden Organismen handeln? Gegen unsere Annahme spricht die starke Membran dieser mutmaßlichen Spermatien. Dies ließe sich vielleicht durch starke Quellung im Glycerin erklären. Auf alle Fälle kann dieses Bild keinen sicheren Beweis liefern. Die Frage, ob es sich hier tatsächlich um eine Trichogyne mit Spermatien handelt, muß offen bleiben.

Die Entwicklung der Zystokarpien, soweit sie verfolgt werden konnte, verläuft normal. In Abb. 22a ist die Tragzelle (tz) mit dem 4-zelligen Karpogonast zu sehen, die Trichogyne ist abgefallen. Janczewski (1877) betont schon, daß die Trichogyne nach der Befruchtung sehr leicht abbricht. Das ist vielleicht der Grund, weshalb oft vergeblich nach anhaftenden Spermatien gesucht wird. Wie bei *Cer. rubrum* vergrößert sich auch hier die fertile Zentralzelle (fzz) nicht so stark wie die benachbarten. Sie unterscheidet sich von ihnen auch noch durch reicheren plasmatischen Inhalt, was deutlich an der Photographie hervortritt (Tafelabb. 19). Die Tragzelle tritt schließlich in offene Verbindung mit der fertilen Zentralzelle (Abb. 22c), nachdem sich die Auxiliarzelle (az) abgetrennt hat.

Das Auftreten degenerierender Karpogonäste spricht dafür, daß Befruchtung notwendig ist.

Ergänzend sollte auch hier der Kulturversuch hinzutreten, es gelang aber nicht, Pflanzen bis zur Fruktifikation heranzuziehen. Mehrmals wurden einzelne Tetraden isoliert, es keimten jedoch nie alle vier Sporen aus. Während die Karposporen fast alle keimfähig waren, gelangten von den Tetrasporen schätzungsweise nur 10—20% zur Keimung. Ein Karposporen- und ein Tetrasporenkeimling wurden zwei Monate lang frei von Diatomeen kultiviert. Der Karposporenkeimling hatte eine Länge von 1 cm, der Tetrasporenkeimling eine Länge von ungefähr 1,5 cm erreicht; beide gingen schließlich zugrunde. 1928 wurden noch einmal Kulturen angesetzt. Drei Keimlinge konnten 6 Monate lang in Reinkultur gehalten werden, wurden dann aber auch von Bakterien überwuchert.

Aus den oben geschilderten Tatsachen ist ersichtlich, daß *Ceramium Deslongchampii* in Helgoland einem regelmäßigen Generationswechsel unterliegt. Dafür sprechen auch Beobachtungen in der Natur. Im Juli 1928 überwogen bei weitem die Tetrasporenpflanzen. Die meisten Tetrasporangien waren schon entleert, Sporangialmutterzellen sehr selten, meist nur an jungen Adventivästen. Daneben kamen vereinzelt wesentlich jüngere Pflanzen vor mit Prokarpien und jungen Karposporenhaufen. Anfang Oktober dagegen überwogen die Geschlechtspflanzen, die Sporophyten waren noch sehr jung.

An anderen Standorten, wo von *Cer. Deslongchampii* nur Parasporen und Tetrasporen bekannt sind, verläuft vermutlich die ganze Entwicklung in der Diplophase. Nach einer Angabe von Rosenvinge (1923/24) sind Parasporen diploid. Meines Wissens sind die Parasporen von *Ceramium* noch nicht zytologisch untersucht worden.

D. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Folgende Helgoländer Meeresalgen wurden in Reinkultur gehalten (in Nährlösung nach Schreiber):

Pylaiella litoralis
Leathesia difformis
Scytosiphon Lomentaria
Tilopteris Mertensii
Halarachnion ligulatum.

2. *Pylaiella litoralis.* Neben Pflanzen mit nur unilokulären Behältern kommen Pflanzen vor mit unilokulären und plurilokulären. *Pylaiella* mit nur plurilokulären Behältern wurde gegenwärtig nicht beobachtet; Kuckuck fand eine solche im Jahre 1893.

Kopulation ist in Helgoland noch nie beobachtet worden.

Der Kulturversuch zeigte, daß Schwärmer aus unilokulären Behältern sich zu haploiden Pflanzen mit unilokulären oder mit beiderlei Behältern entwickeln können. Dies wurde auch zytologisch bewiesen.

Daraus folgt, daß es unilokuläre Sporangien mit und ohne Reduktionsteilung gibt, also auf diploiden und haploiden Pflanzen. Dies ist für die *Ectocarpales* das erste Mal nachgewiesen.

Die im Freien gesammelten Helgoländer Pylaiellen erwiesen sich als Diplonten. Im unilokulären Sporangium findet Reduktionsteilung statt. Haploidzahl 12. Es kommt nicht zur Ausbildung einer typischen Diakinese. Geminibildung unterbleibt. Die Spaltung für die nächste Teilung wird in der Prophase der ersten Teilung vollzogen, so daß ein Chromosomenpaar einem univalenten Chromosom entspricht. Es sind also nicht 12, sondern 24 Paare vorhanden.

3. *Leathesia difformis* ist in Helgoland nur mit unilokulären Behältern bekannt. In Kultur entstehen aus Schwärmern von unilokulären Behältern Pflanzen mit plurilokulären.

Alle 6 aufeinanderfolgenden, in Kultur erhaltenen Generationen besaßen plurilokuläre Behälter.

4. Die Keimung von *Scytosiphon Lomentaria* wird ausführlich beschrieben.

Trotzdem die Alge bisher als schwer kultivierbar galt, konnten 4 Generationen, alle wieder mit plurilokulären Behältern, herangezogen werden.

5. Aus den einkernigen Monosporen von *Tilopteris Mertensii* gingen in Kultur wieder Pflanzen mit einkernigen Monosporen hervor.

An steril gebliebenen Kulturexemplaren entwickelten sich brutkörperartige Gebilde.

Außer den kleinzelligen plurilokulären Behältern, den mutmaßlichen Antheridien, die bekanntlich zweigeißlige Schwärmer entlassen, wurden großzellige beobachtet, deren Protoplasten als unbegeißelte Sporen austreten und zu amöboiden Bewegungen befähigt sind.

Diese Sporen werden als Eier gedeutet. Sie sind imstande auszukeimen und sich parthenogenetisch zu kleinen *Tilopteris*pflänzchen (mit Monosporen) zu entwickeln.

Nach erfolgter Befruchtung, die allerdings nicht beobachtet wurde, muß die Haplophase wiederhergestellt werden. Das Monosporangium wird als Ort der Chromosomenreduktion angesprochen. Es müssen also auch 4-kernige Monosporen, wie sie heute noch bei Haplospora vorkommen, existieren oder existiert haben.

6. Die Kultur von *Haplospora globosa* mißlang.

In jungen Keimlingen wurden schon Störungen im Verlauf der Mitosen festgestellt.

Der Verlauf der Reduktionsteilung wurde noch einmal nachgeprüft.

Es scheint, daß eine typische Diakinese nicht ausgebildet wird.

Während des zweiten Teilungsschrittes wandern Paare, die aus einem univalenten Chromosom hervorgegangen sind, zu den Polen. Damit würde die Reduktion bei der zweiten Teilung im Monosporangium vollzogen. Die 26 (?) paarigen Chromatinelemente in dem diakineseartigen Stadium müßten demnach als univalente gespaltene Chromosomen aufgefaßt werden (vgl. *Pylaiella).*

7. Von *Halarachnion ligulatum* sind in Helgoland bisher nur Geschlechtspflanzen bekannt.

Es gelang, durch Kulturversuche die Existenz eines Zwergsporophyten nachzuweisen. Die Höhe der fruktifizierenden Pflanzen war ungefähr 0,5 cm. Die Tetrasporangien sind quergeteilt, während sie bei *Halarachnion floridanum* kreuzweise geteilt sind und auf normal gestalteten Pflanzen vorkommen.

8. Von *Ceramium Deslongchampii* waren bisher nur Tetrasporen und Parasporen bekannt.

In Helgoland sind Parasporen bisher nicht gefunden worden.

Neben den Tetrasporenpflanzen konnten Geschlechtspflanzen mit echten Zystokarpien nachgewiesen werden.

Der Karpogonast ist 4-zellig. Ausnahmsweise kann eine Tragzelle zwei Karpogonäste entwickeln.

Antheridien wurden nicht gefunden.

Im Tetrasporangium findet die Reduktion der Chromosomenzahl statt.

In der Diakinese wurden 20 Gemini gezählt wie bei den meisten bisher zytologisch untersuchten diplobiontischen Florideen.

So ist bei *Ceramium Deslongchampii* in Helgoland ein regelmäßiger Generationswechsel ausgebildet.

Die vorstehenden Untersuchungen wurden in der Zeit von Anfang Juni 1927 bis Dezember 1929 im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin und zum Teil in der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland ausgeführt.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Kniep, für die Anregung zu dieser Arbeit und die liebenswürdige Unterstützung, die er mir hat zuteil werden lassen, meines aufrichtigsten Dankes zu versichern.

Ferner gebührt auch mein Dank Herrn Prof. Dr. Metzner, Herrn Prof. Dr. Schwemmle und Herrn Privatdozent Dr. Czaja für mir so bereitwilligst erteilte Ratschläge und Herrn Dr. O. Chr. Schmidt für die Unterstützung bei der Literaturbeschaffung.

Der Direktion der Biologischen Anstalt auf Helgoland danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, sowie für die Erlaubnis zur Benutzung der Bibliothek und des Manuskriptes von P. Kuckuck.

Zu besonderem Danke verpflichtet bin ich auch Herrn Dr. E. Schreiber, dem Kustos für Botanik an der Biologischen Anstalt auf Helgoland, der mir während meines dortigen Aufenthaltes oft behilflich war und mir in liebenswürdiger Weise wiederholt Material fixiert und zugesandt hat.

Literatur.

Allen, Ch. E. 1926, The direct results of mendelian segregation. Proc. nat. Acad. Sc. 12, 2—7.

Bělař. 1927. Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. Naturwissenschaften 15, 762—734.

Bělař. 1928. Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. d. Vererbungswissenschaft.

Berthold, G. 1881. Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. aus d. zool. Station Neapel 2, 401.

Berthold, G. 1884. Die Cryptonemiaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Monogr. Nr. 12. Leipzig, 27 S. (8 Taf.).

Bornet, E. 1891. Notes sur quelques Ectocarpus. Bull. soc. bot. de France 38, 353—373 (Taf. 6—8).

Bornet, E. et Thuret, G. 1876. Notes algologiques. Paris 1—70.

Brebner, G. 1896. On the Classification of the Tilopteridaceae. Bristol Naturalist Soc. Proc. 8, 1 Taf.

Brunswik, H. 1926. Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten. Zeitschr. f. Bot. 18, 481—498.

Buffham, T. H. 1893. On the Antheridia etc., of some Florideae. Journ. of the Quekett Mier. Club, 1893. 5, 291—305 (Taf. 13 und 14).

Crouan, H. M. u. P. L. 1867. Florule du Finistère. Paris (32 Taf.).

De-Toni, G. B. 1889—1924. Sylloge Algarum, 6 Bde. Padua.

Drew, G. H. 1910. The reproduction and early development of Laminaria digitata and Laminaria saccharina. Ann. of Bot. 24; 177.

Farmer u. Digby. 1910. On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns. Ann. of Bot. 24.

Federley. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre 9, 1—110.

Federley. 1915. Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Oefversigt af Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 58, Afd. A, Nr. 26, 36 S.

Federley. 1915. II. ibid., 57 Afd. A, Nr. 30, 26 S.

Federley. 1916. III. ibid., 58, Afd. A, Nr. 12, 17 S.

Funke, G. L. 1924. Die Isolierung von Basidiosporen mit dem Mikromanipulator. Zeitschr. f. Bot. 16, 619—623.

Goor, A. C. J., van. 1924. Die holländischen Meeresalgen. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 2. Sekt. 23, Nr. 2, 232 S. (1 Textabb.).

Hanna, W. F. 1925. The problem of sex in Coprinus lagopus. Ann. of Bot. 39, 431—457.

Hartmann, M. 1921. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels, Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung der Phytomonadinen (Volvocales). III. Mitt.: Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- u. Todesproblem. Archiv f. Protistenkunde 43, 223—286.

Harvey, W. H. Phycologia britannica. London 1846—1851.

Hauck, F. 1885. Die Meeresalgen Deutschlands u. Österreichs. Rabenhorsts Kryptogamenflora, Bd. 2, 2. Aufl., 575 S. (236 Textabb., 5 Taf.).

Janczewski. 1876. Notes sur le développement du Cystocarpe dans les Floridees. Mém. de la soc. de Cherbourgh 20, 109.

Karsten, G. 1908. Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis. Flora 99, 1—11 (Taf. 1).

Kihara. 1919. Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. I. Speziesbastarde des Weizens und Weizen-Roggenbastard. Bot. Magaz. Tokio, 32.

Killian, K. 1911. Beiträge zur Kenntnis der Laminarien. Zeitschr. f. Bot. 3, 433.

Killian. 1914. Über die Entwicklung einiger Florideen. Zeitschr. f. Bot. 6, 209.

Kjellmann R. 1872. Bidrag till Kännedomen om Skandinaviens Ectocarpeer och Tilopterideer. Akad. Afh. Upsala. Stockholm, 112 S. (2 Taf.).

Kniep, H. 1928. Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena. 544 S. (221 Textabb.).

Kniep, H. 1929. Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliographia Genetica. V.

Knight, M. 1923. Studies in the Ectocarpaceae. I. The Life-History and Cytology of Pylaiella litoralis Kjellm. Transact. R. Soc. Edinbourgh 53, 343—360 (Taf. 1—6).

Knight, M. 1929. Studies in the Ectocarpaceae. II. The Life-History and Cytology of Ectocarpus siliculosus Dillw. ibid. 56, 307—332 (Taf. 1—6).

Kuckuck, P. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. 5, 117—226. (10 Taf.).

Kuckuck, P. 1929. Fragmente einer Monographie der Phaeosporeen. (Herausgeg. von Nienburg). Ibid. N. F. 17, 1—93.

Kützing, F. T. 1843. Phycologia generalis. Leipzig, 458 S. (80 Taf.).

Kylin, H. 1914. Studium über die Entwicklungsgeschichte von Rhodomela virgata. Svensk. bot. tidskr. 8, 33—69 (12 Textabb., Taf. 3 u. 4).

Kylin, H. 1916. Die Entwicklungsgeschichte von Griffithsia corallina (Lightf.) Ag. Zeitschr. f. Bot. 8, 97— 123 (11 Textabb.).

Kylin, H. 1917. Über die Keimung der Florideensporen. Arkiv f. Bot. 14, 25 S.

Kylin, H. 1918. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Svensk. bot. tidskr. 12, 1—64 (30 Textabb.).

Kylin, H. 1923 Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handlingar. 63, Nr. 11, 3—139 (82 Textabb.).

Kylin, H. 1928. Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. Ibid.
Lewis, J. F. 1909. The life history of Griffithsia bornetiana. Ann. of Botany 13, 639—690 (2 Textabb., Taf. 49—53).
Newton, D. E. 1926. The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of Coprinus lagopus. Ann. of Botany 40, 891—917.
Nienburg, W. 1908. Zur Keimungs- und Wachstumsgeschichte der Delesseriaceen. Bot. Ztg. 66, 183—208.
Nienburg, W. 1923. Zur Entwicklungsgeschichte der Helgoländer Haplospora. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 41, 211—217 (1 Textabb.).
Nienburg, W. 1925. Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil II. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland.
Noll, F. 1892. Über die Kultur von Meeresalgen in Aquarien. Flora 75, 281—301.
Oltmanns, Fr. 1892. Über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 23.
Oltmanns, Fr. 1895. Notizen über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Flora 80, 38—55.
Oltmanns, Fr. 1895. II. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria Flora 80, 388—420.
Oltmanns, Fr. 1922—1923. Morphologie und Biologie der Algen. 3 Bde. Jena.
Pascher, A. 1916. Über die Kreuzung einzelliger haploider Organismen: Chlamydomonas. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 34, 228—242 (5 Textabb.).
Petersen, Henning E. 1908. Danske Arter af Slaegten Ceramium (Roth.) Lyngbye. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 7, Raekke Natw. og Math. Afd. V. 2, 41—96 (9 Textabb., 7 Taf.).
Petersen, Henning E. 1928. Nogle Jagttagelser over Cellekernerne hos Ceramium (Roth.) Lyngbye. Dansk. Bot. Arkiv 5.
Phillips, R. W. 1897. On the development of the Cystocarp in Rhodymeniales. Annals of Botany 11, 347—368 (Taf. 17—18).
Poll. 1920. Pfaumischlinge (Mischlingsstudien VIII). Archiv f. mikr. Anatomie. Festschr. O. Hertwig.
Reinke, J. 1878. Über die Entwicklung von Phyllitis, Scytosiphon und Asperococcus. Pringsh. Jahrb. 11, 262.
Reinke, J. 1889. Ein Fragment aus der Naturgeschichte der Tilopterideen. Bot. Ztg. 47, 101—118, 125—139, 155—157 (Taf. 2 u. 3).
Rosenberg. 1907. Cytological Studies on the apogamy in Hieracium. Bot. Tidskr. 28.
Rosenvinge, L. Kolderup. 1923/1924. The Marine algae of Denmark. Kgl. Dansk. Vidensk. Selks. Skr., 7. Raekke nat.-math. Afd. VII. III. Teil. 284—486 (3 Taf. 453 Textabb.).
Ruhland, W. 1901. Zur Kenntnis der intrazellularen Karyogami bei den Basidiomyceten. Bot. Ztg. 59, 167—206 (Taf. 7).
Sauvageau, C. 1899. Les Acinétospora et la sexualité des Tilopteridacées. Journ. de Bot. 13, 107—127 (5 Textabb.).
Sauvageau, C. 1901. Remarques sur les Sphacélariacées. Journ. de Bot. 15.
Sauvageau, C. 1925. Sur le développement d'une algue phéosporée Leathesia difformis Aresch. Comptes rend. de l'Acad. des Sci. Paris 180, 1632—1635.
Sauvageau, C. 1928. Sur la végétation et la sexualité des Tilopteridales. Bull. Stat. Biol. Arcachon, 25, 39—94 (4 Textabb.).
Schiller, J. 1911. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. I. Die Kerne von Antithamnion cruciatum f. tenuissima Hauck und Antithamnion plumula (Ellis) Thur. Jahrb. f. wiss. Bot. 49.
Schiller, J. 1913. Über Bau, Entwicklung, Keimung und Bedeutung der Parasporen der Ceramiaceen. Österr. bot. Zeitschr. 63, 144—149 u. 203—210.
Schiller, J. 1928. Über Kultur und Methodik beim Studium der Meerespflanzen. Hdb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. IX. Teil V. 181—309.
Schneider-Zimmermann. 1922. Bot. Mikrotechnik. 2. Aufl. Jena.
Schreiber, E. 1928. Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland, N. F. 16.
Sjöstedt, L. G. 1926. Floridean Studies. Lunds Univ. Aarsskr. N. F. Avd. 2, 22, Nr. 4, 94 S. (42 Textabb.).
Svedelius, N. 1911. Über den Generationswechsel bei Delesseria sanguinea. Svensk. bot. Tidskr. 4, 260—324. (16 Textabb. Taf. 1 u. 2).
Svedelius, N. 1914. I. Über die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangienanlagen bei Nitophyllum punctatum. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 32, 48—57 (1 Textabb., Taf. 1).
Thuret. 1850. Rech. sur les Zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames. Ann. sci. nat. Bot. Ser. III. 14, 214—260 Taf. 16—31).
Thuret. 1855. Recherches sur la fécondation des Fucacees et les anthéridies des Algues Ann. Sci. nat. Bot. Ser. IV, 3, 1—28 (Taf. 1—4).
Tischler, G. 1921/1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Hdb. der Pflanzenanatomie I. Abtlg., 1. Teil.
Tobler, Fr. 1907. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Florideenkeimlinge. Beihefte z. bot. Zentralbl. 21, 148.
Tröndle. 1911. Über die Reduktionsteilung in der Zygote von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. 3.
Wollny. 1887. Die Meeresalgen von Helgoland. Hedwigia.
Yamanouchi, S. 1906. The life history of Polysiphonia violacea. Bot. Gazette 42, 401—449 (3 Textabb., Taf. 19—28).
Yamanouchi, S. 1909. Mitosis in Fucus. Bot. Gazette 47, 173—197 (Taf. 8—11).
Zanardini, G. 1860. Iconographia Phycologica Adriatica. Venezia.

Figurenerklärung der Tafel.

Abb. 1. *Leathesia*, Kulturpflanze, 8 Tage vor der Fruktifikation. Vergr. 30mal.

Abb. 2—6. *Scytosiphon Lomentaria*, Keimpflanzen. Erklärung siehe im Text. Vergr. Abb. 2, 3, 4: 63mal; Abb. 5: 9mal; Abb. 6: 30mal.

Abb. 7 u. 8. *Tilopteris Mertensii*. Geschlechtspflanzen mit plurilokulären Behältern. An der Basis des einen große Zellen, die nackte, unbegeißelte Sporen entlassen. Vergr. Abb. 7: 160mal; Abb. 8: 76mal.

Abb. 9. Drei Keimpflanzen, die sich aus den mutmaßlichen Eiern parthenogenetisch entwickelt haben. Vergr. 30mal.

Abb. 10. Monosporenkeimling. Vergr. 30mal.

Abb. 11—14. Haplospora globosa, Keimlinge. Vergr. Abb. 11: 63mal; Abb. 12: 30mal; Abb. 13 u. 14: 450mal.

Abb. 15. Haplospora, Monosporangium. Metaphase der ersten Teilung, veranschaulicht die Plasmaballen an den Polen der Spindel. Vergr. 450mal.

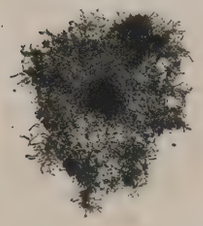
Abb. 16. Halarachnion ligulatum. Steriles, aus einer Karpospore hervorgegangenes Kulturexemplar. Vergr. 63mal.

Abb. 17. Halarachnion. Tetrasporophyt, der die ersten Tetrasporen entlassen hat. Vergr. 63mal.

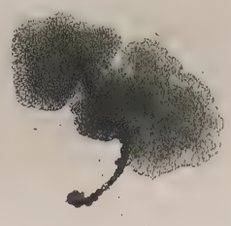
Abb. 18. Tetrasporenkeimlinge neben der Mutterpflanze. Vergr. 30mal.

Abb. 19. Ceramium Deslongchampii, nach einem Quetschpräparat. Eine fertile Zentralzelle und die Stränge in den Zentralzellen treten deutlich hervor. Vergr. 76mal.

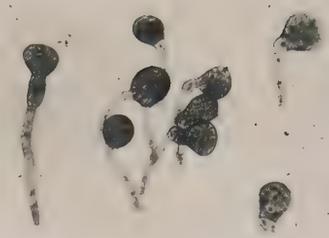
Abb. 20. Ceramium Desl. Geschlechtspflanze mit Karposporenhaufen. Vergr. 30mal.



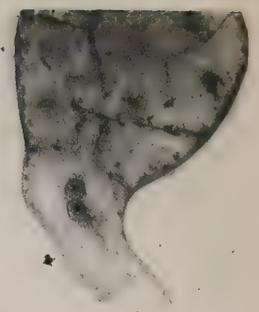
1



6



11



13

2

7

12

14

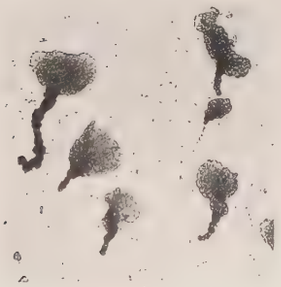
15

3

8

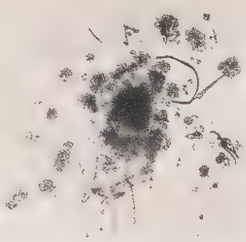
16

17



4

9



18

19

5

10

20

Lebenslauf.

Am 11. Juli 1900 wurde ich, Hildegard Dammann, in Berlin als Tochter des städtischen Tierarztes, jetzigen Stadtobertierarztes a. D. Ernst Dammann und seiner Gemahlin Gertrud, geb. Hentschel, geboren. Ostern 1907 kam ich in die Plehn'sche höhere Mädchenschule (seit 1909 Zemke'sches Lyzeum). Ostern 1917 erhielt ich das Reifezeugnis des Lyzeums. Dann besuchte ich das städt. Oberlyzeum zu Neukölln, bestand im September 1921 dort die Reifeprüfung und die Prüfung im Lateinischen, und im September 1922 erhielt ich die Lehrbefähigung für Lyzeen. Michaelis 1922 wurde ich mit voller Wochenstundenzahl am Zemke'schen Lyzeum beschäftigt. Infolge des Abbaues der unteren Klassen konnte ich Michaelis 1924 nur noch mit einigen Stunden beschäftigt werden.

Im Oktober 1924 ließ ich mich an der Friedrich-Wilhelms-Universität in Berlin immatrikulieren, um Naturwissenschaften, besonders Biologie und Chemie, zu studieren. Im März 1927 erwarb ich die Oberrealschulreife an der Staatlichen Elisabethschule zu Berlin. Im Oktober 1929 wurde ich exmatrikuliert. Meine Universitätslehrer waren die Herren Professoren Deegener, Dessoir, Diels, Engler, Graebner, Kniep, Kolkwitz, Metzner, Nernst, Schlenk, Spranger, Thoms, Wehnelt, Zimmer. Ihnen allen bin ich zu Dank verpflichtet.